

HANDBUCH DER MORPHOLOGIE DER WIRBELLOSEN TIERE

BEARBEITET VON

Dr. CARL BÖRNER, St. Julien bei Metz; Prof. E. BUGNION, Blonay s. Vevey; Dr. MARIE DAIBER, Zürich; Prof. W. GIESBRECHT, Neapel; Prof. VALENTIN HAECKER, Halle a. S., Prof. KARL HESCHELER, Zürich; Prof. ARNOLD LANG, Zürich; Prof. M. LÜHE, Königsberg; Prof. O. MAAS, München; Dr. S. TSCHULOK, Zürich und Dr. J. WILHELMI, Steglitz-Berlin

HERAUSGEGEBEN VON

ARNOLD LANG
ZÜRICH

ZWEITE BEZW. DRITTE AUFLAGE
VON ARNOLD LANG'S LEHRBUCH DER VERGLEICHENDEN ANATOMIE DER WIRBELLOSEN TIERE

ZWEITER BAND. ERSTE LIEFERUNG

MIT 90 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1912

Vorwort des Herausgebers.

Auf die Diener der Wissenschaft paßt noch mehr als auf hungrige Kinder die französische Redensart, „les yeux plus gros que la bouche“. Und es ist sogar eine ganz allgemein zu beobachtende Tatsache, daß beim Gelehrten mit dem Alter sowohl der wissenschaftliche Appetit als die Unternehmungslust zunehmen, freilich gewöhnlich im umgekehrten Verhältnis zu der Fähigkeit, die wachsenden Begierden zu befriedigen. So erging und ergeht es dem Herausgeber. Die Vollendung der zweiten Auflage seines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie, das eine so wohlwollende Aufnahme fand, hat sich trotz der eifrigen und vortrefflichen Mitarbeit seines lieben Kollegen Prof. Hescheler stark verzögert. An dieser Verzögerung sind verschiedene Ursachen schuld. Der Herausgeber brachte es nicht über sich, seine experimentellen Vererbungsuntersuchungen, die er zu Anfang der 90er Jahre begonnen hatte und die inzwischen immer größere Dimensionen angenommen hatten, aufzugeben. Sodann wurde seine Zeit, ganz abgesehen von den Pflichten des Lehramtes und der Museumsleitung, in außerordentlich starker Weise durch Dienstleistungen für die Neubauten der Universität, an der er wirkt, in Anspruch genommen, Verpflichtungen, die ihm als Vorsitzenden der akademischen Baukommission übertragen waren. Und endlich wurde seine Leistungsfähigkeit wiederholt durch Störungen der Gesundheit stark beeinträchtigt. So kam es, daß der Vorrat an Exemplaren der in zweiter Auflage erschienenen zwei Abteilungen (Protozoa und Mollusca) bereits zu Ende ging, lange bevor die Bearbeitung der übrigen Abteilungen der neuen Auflage vollendet war.

Unter diesen Umständen erschien der dringende Wunsch der Verlagsbuchhandlung durchaus berechtigt, das möglichst rasche Erscheinen einer neuen Auflage des Werkes durch Heranziehung weiterer bewährter Mitarbeiter zu sichern.

Für die Art der Behandlung der neuen Auflage, für welche Herausgeber und Verleger den neuen Titel „Handbuch der Morphologie“ gewählt haben, ist den Herren Mitarbeitern möglichst enge Anlehnung an die Abteilungen Protozoa und Mollusca der zweiten Auflage anempfohlen worden, so daß eine weitere Darlegung der Tendenzen des Werkes unnötig erscheint.

Das Handbuch der Morphologie soll in kurzer Frist, womöglich bis Ende 1913 in 6 Bänden und in Lieferungen von durchschnittlich 10 Bogen Umfang erscheinen.

Der Stoff wird sich auf diese 6 Bände in folgender Weise verteilen.

Im ersten Bande wird Herr Prof. Max Lühe in Königsberg die Protozoa in neuer Bearbeitung behandeln.

Der zweite Band, dessen erste Lieferung vorliegt und dessen Redaktion sich, abgesehen von 2 kleineren Abschnitten, der Herausgeber vorbehalten hat, soll eine allgemeine Einleitung in die Morphologie der Metazoen enthalten. Herr Dr. S. Tschulok eröffnet ihn mit einem Essai „Logisches und Methodisches“, und Herr Prof. V. Haecker gibt eine gedrängte Uebersicht über die „Zeugungslehre“. Der vom Verfasser bearbeitete Hauptteil des Bandes wird umfassen: eine allgemeine Lehre vom zelligen Aufbau des Metazoenkörpers (Gewebelehre), eine zusammenfassende Uebersicht über die Furchung und Anlage der primitiven Keimblätter und ein Kapitel über Organbildung, sowie einen Versuch der Ableitung der Haupttypen tierischer Organisation (allgemeine Phylogenie).

Im dritten Band folgt die Bearbeitung der Mesozoen und Zoophyten durch Herrn Prof. O. Maas in München, der Platoden (inkl. Nemertinen) durch Herrn Dr. J. Wilhelmi in Steglitz-Berlin und der verschiedenen Gruppen der Würmer durch Herrn Prof. K. Hescheler in Zürich.

Der vierte Band ist für die Arthropoden bestimmt. Herr Prof. W. Giesbrecht in Neapel wird die Crustaceen neu bearbeiten, Herr Prof. E. Bugnion in Lausanne die Hexapoden. Alle übrigen Gruppen der Gliederfüßler hat Fräulein Dr. Marie Daiber in Zürich übernommen. In einem Schlußkapitel wird Herr Dr. Carl Börner in St. Julien-Metz seine Anschauungen über die Morphologie der Arthropodengliedmaßen vortragen.

Die Bearbeitung des fünften Bandes „Mollusca“ hat wiederum Herr Prof. K. Hescheler übernommen, und in die Redaktion des sechsten, welcher den Echinodermen und Enteropneusten gewidmet sein wird, werden sich Prof. Hescheler und der Herausgeber teilen.

Der Verleger und die Verfasser werden für eine gute und reiche Illustrierung auch der neuen Auflage bemüht sein und es ist sicher, daß hinsichtlich der ganzen Ausstattung der Herr Verleger die ausgezeichneten Traditionen seines verehrten Vorgängers und Vaters fortsetzen wird, der sich um die Wissenschaft so große und bleibende Verdienste erworben hat und dessen Andenken bei allen sich dauernd in Ehren erhalten wird, die zu ihm in näheren Beziehungen standen.

Arnold Lang.

I. Abschnitt.

Logisches und Methodisches.

Die Stellung der Morphologie im System der Wissenschaften und ihre Beziehungen zur Entwickelungslehre.

Von

Dr. S. **Tschulok**, Zürich.

---

1. Einleitung.

Eine gedrängte Betrachtung über die Logik der „vergleichenden Anatomie“, wie das vorliegende Handbuch in den ersten Auflagen betitelt war, muß gegenwärtig auf beträchtliche Schwierigkeiten stoßen. Einige dieser Schwierigkeiten müssen hier angeführt werden, weil uns das zugleich auf die Kernpunkte unserer Frage führen wird.

Die erste Schwierigkeit liegt in der Existenz traditioneller Bezeichnungen, die sich von einer Generation auf die andere unverändert vererben, während der Inhalt der Wissenschaft und die prinzipiellen Anschauungen mannigfachem Wechsel unterworfen sind. Es ist der Konservatismus des Wortes. Das Wort ist ja nicht der Begriff selbst, sondern nur ein Symbol für den Begriff, eine Einkleidung. Ist aber der Begriff seinem engen Kleide entwachsen, so läßt sich dasselbe nicht einfach abstreifen. Zwar ist dies heutzutage allgemein bekannt und anerkannt, und wir leben nicht mehr in jener „guten alten Zeit“ der Scholastik, da man aus dem Namen eines Dings sein „Wesen“ zu ergründen bestrebt war. Aber trotzdem ist das Obige noch lange keine Binsenwahrheit. Es wird auch heute noch häufig genug geglaubt, daß mit der Existenz eines solchen Namens auch die Existenz eines ihm entsprechenden separaten Wesens notwendig verbunden ist; es wird dabei übersehen, daß in jeder solchen Bezeichnung einer wissenschaftlichen „Disziplin“ eine historische Komponente enthalten ist und daß bei einer unvoreingenommenen Prüfung der rein logischen Natur eines wissenschaftlichen Sondergebietes es geboten erscheint, sich von den üblichen Bezeichnungen desselben zunächst ganz zu emanzipieren.

Eine andere Schwierigkeit zeigt sich darin, daß solche Ausdrücke, die gewisse Teile der Wissenschaft bezeichnen, nicht bloß als logische Kategorien in dem Bewußtsein der beteiligten Kreise fortexistieren, sondern in verschiedenen Gebilden des wirklichen Lebens eine Dauerform annehmen, mit der wir dann praktisch rechnen müssen. Es sind das die Einrichtungen des Hochschulbetriebes, z. B. in unserem Falle die Lehrstühle, Laboratorien, Kurse, Lehrbücher der „vergleichenden Anatomie“. Da nun im wirklichen Leben unter diesen Bezeichnungen

bestimmte Dinge verstanden werden und eine Gefahr der Verwechslung also nicht vorliegt, so ist es für die Existenz dieser Dauergebilde auch zunächst gleichgültig, ob die betreffende Bezeichnung logisch vollkommen einwandsfrei ist oder nicht. Es ist wie eine abgegriffene Münze, die, solange sie nicht durch Beschluß außer Kurs gesetzt ist, praktisch genau so viel leistet wie eine frisch geprägte von gleichem konventionellem Wert. Wenn aber eine Untersuchung über die rein logische Natur eines solchen Wissenszweigs durchgeführt werden soll, so muß auch von diesen äußeren Formen und Mitteln der Stabilisierung der Begriffe abgesehen werden. Die Existenz eines Lehrbuches oder eines Kurses der vergleichenden Anatomie ist demnach kein Beweis dafür, daß dieser Wissenszweig in seiner logischen Selbständigkeit einheitlich und einwandsfrei definiert ist. Es braucht aber kaum hervorgehoben zu werden, daß die Klarlegung des logischen Charakters keinen Angriff auf die praktisch bestehenden und wirkenden Dauerformen der realisierten Begriffe darstellt.

Eine dritte Schwierigkeit liegt in folgendem. Bei der Weiterentwickelung der Wissenschaft erhält nicht nur ein bereits existierender Zweig einen neuen Inhalt, ohne den Namen zu verändern, sondern es tauchen auch ganz neue Forschungsrichtungen auf. Wenn nun eine solche neue Forschungsrichtung praktisch, oder sagen wir, technisch, sich in einen Gegensatz zu der alten Richtung stellt, so wird daraus nur zu leicht ein prinzipieller, logischer Gegensatz konstruiert. In unserem Falle ist es so ergangen. Als die experimentelle Forschungsrichtung in der Biologie aufgetreten ist, da wurde es üblich, dieselbe „der vergleichenden Forschung" entgegenzustellen. Aus der häufigen Gegenüberstellung bildete sich allmählich die Meinung aus, die vergleichende und die experimentelle Biologie bildet zwei durchaus verschiedene Forschungsgebiete, die sich gegenseitig ausschließen und deren Summe die Biologie darstelle. Sofern dies nicht das Resultat einer speziell darauf gerichteten methodologischen Untersuchung darstellt, braucht es gar nicht richtig zu sein. Man vergesse nicht, daß die eine Hälfte dieser Antithese schon zu einer Zeit existierte, als von der anderen noch keine Rede war. Wir werden zeigen, daß die Auffassung, wonach die vergleichende Anatomie den methodologischen Antipoden der „experimentellen" Forschung bilde, viel jüngeren Datums ist als die Bezeichnung selbst und durch Umdeutung älterer Vorstellungen entstanden ist.

Bisher ist von Namen die Rede gewesen. Soll aber eine objektive logische Analyse der „vergleichenden Anatomie" versucht werden, so müssen auch manche sachlich festgelegte Vorstellungen vorläufig suspendiert werden. Eine der am meisten störenden ist die Vorstellung von der Zweiteilung der Biologie in „Morphologie und Physiologie". Diese Zweiteilung hat sich nicht etwa unbemerkt eingeschlichen, wie die Zweiteilung in vergleichende und experimentelle. Sie ist im Gegenteil in einem ganz bestimmten Zeitpunkt und mit Aufwand eines großen Apparates von logischen und methodologischen Betrachtungen in die Wissenschaft eingeführt worden. Diese logische Begründung ist aber nicht stichhaltig. Die Widerlegung des Satzes von der Zweiteilung der Biologie in Morphologie und Physiologie wird aber heutzutage nicht etwa dadurch erschwert, daß sich viele begeisterte Verteidiger desselben finden, sondern vielmehr dadurch, daß die meisten gar nicht wissen, unter welchen Umständen und mit welcher Begründung dieser

Satz einst in die Wissenschaft eingeführt worden ist. Denn wer studiert noch heute eingehend die methodologischen Betrachtungen in SCHLEIDENS „Grundzügen der wissenschaftlichen Botanik" und die betreffenden Kapitel aus HAECKELS „Genereller Morphologie", die nun doch ein bloß historisches Interesse darstellen.

Aus der ziemlich allgemeinen Anerkennung dieser scharfen Gegenüberstellungen, wie „experimentelle—vergleichende", „Morphologie—Physiologie" ergibt sich bei vielen wie von selbst die Vorstellung, daß diese beiden Antithesen durch Kombination auf eine einzige zurückgeführt werden müssen, indem die Morphologie die vergleichende, die Physiologie dagegen die experimentelle Wissenschaft von den Organismen darstelle. Das war auch die Ansicht, der wohl noch vor etwa 25 Jahren die überwiegende Mehrzahl der Zoologen huldigte. Heute ist diese einfache und anscheinend so klare Anschauung dahin. Wir werden sehen, welche ganz extremen Anschauungen über das Wesen der Morphologie und ihre Stellung zu anderen Teilen der biologischen Wissenschaft in neuerer Zeit sich geltend gemacht haben, indem die Berechtigung der „vergleichenden Methode" von den einen ebenso einseitig bestritten wie von den anderen verteidigt wird. Um unter diesen Umständen ein selbständiges und begründetes Urteil über die Natur des in Rede stehenden Wissenszweiges zu gewinnen, muß man sich zu allererst nach einem festen Standpunkt umsehen. Einen solchen vermag uns aber nur eine bestimmte, konsequent durchgeführte Vorstellung über das Wesen der Biologie überhaupt und ihre Stellung im System der Wissenschaften und ihre Weitereinteilung in Einzelgebiete zu geben. Selbstverständlich werden wir dabei nicht mit den in Umlauf befindlichen Ausdrücken, wie „vergleichende" Anatomie, Morphologie usw. operieren, sondern es werden dieselben zunächst noch einer Analyse unterworfen und nur dasjenige in die Darstellung des Systems aufgenommen, was eindeutig und klar definiert ist.

2. Nomothetische und idiographische Komponente in der Biologie.

Wir gehen von der WINDELBANDschen Einteilung der gesamten Erfahrungswissenschaft in idiographische und nomothetische Wissenschaften aus. Das Bestreben der idiographischen Wissenschaft ist darauf gerichtet, „ein einzelnes, mehr oder minder ausgedehntes Geschehen von einmaliger, in der Zeit begrenzter Wirklichkeit zu voller und erschöpfender Darstellung zu bringen". Der formale Charakter der Erkenntnisziele der nomothetischen Disziplinen wird dagegen folgendermaßen bestimmt: „Es sind immer Gesetze des Geschehens, welche sie suchen, mag dieses Geschehen nun eine Bewegung von Körpern, eine Umwandlung von Stoffen, eine Entfaltung des organischen Lebens oder ein Prozeß des Vorstellens, Fühlens oder Wollens sein." (WINDELBAND, Geschichte und Naturwissenschaft, Rektoratsrede, S. 10/11.)

Wie schon aus dem Titel der Rede ersichtlich, galt es bei dieser Einteilung der Wissenschaften, den Unterschied zwischen der Geschichte, als dem Prototyp der idiographischen Disziplinen, und der Naturwissenschaft, als dem Vorbild nomothetischer Disziplinen zu kennzeichnen, wobei der Begriff der Naturwissenschaft weit gefaßt ist, so daß auch die Psychologie darin inbegriffen ist. Aber schon

Windelband hebt hervor, daß „dieser methodische Gegensatz nur die Behandlung, nicht den Inhalt des Wissens selbst klassifiziert“.

Wenn man daher ein bestimmtes Wissensgebiet auf seine Zugehörigkeit zu dem einen oder anderen der beiden Typen prüft, so stellt sich häufig heraus, daß manche Wissensgebiete keine Einheitlichkeit darstellen, sondern eine Mischung von idiographischen und nomothetischen Komponenten aufweisen. Windelband selbst hat dies bezüglich der Biologie kurz berührt, wir müssen hier diese Frage eingehender behandeln. Es sei aber vorausgeschickt, daß Windelband selbst schon den ganz allgemeinen Satz aufgestellt hat, zum vollständigen Verstehen der Erscheinungen der Welt sei unbedingt eine Kombination der beiden Forschungsmethoden erforderlich. Ein Geschehen hat diese und keine andere Form angenommen, weil der gesetzmäßige Verlauf der Geschehnisse unter solchen Umständen ein solches und kein anderes Resultat zuließ, das ist die nomothetische Komponente. Aber daß die Umstände solche waren, bei denen der Verlauf so und nicht anders werden mußte, das ist die idiographische Prämisse oder Komponente. Windelband sagt: „In der Sprache der heutigen Wissenschaft ließe sich sagen: aus den allgemeinen Naturgesetzen folgt der gegenwärtige Weltzustand nur unter der Voraussetzung des unmittelbar vorhergehenden, dieser wieder aus dem früheren und so fort; niemals aber folgt ein solcher bestimmter Lagerungszustand der Atome aus den allgemeinen Bewegungsgesetzen selbst. Aus keiner „Weltformel“ kann die Besonderheit eines einzelnen Zeitpunktes unmittelbar abgeleitet werden: es gehört dazu immer noch die Unterordnung des vorhergehenden Zustandes unter das Gesetz.“ (S. 25.) „Das Gesetz und das Ereignis bleiben als letzte, inkommensurable Größen unserer Weltvorstellung nebeneinander bestehen.“ (S. 27.)

Was ist nun die Biologie für eine Wissenschaft? Da sie zu den „Naturwissenschaften“ gehört, so wäre scheinbar die Frage gleich entschieden, denn als Naturwissenschaft müßte die Biologie Gesetzeswissenschaft sein und ihre Aufgabe sollte in der Feststellung der gesetzmäßigen Verknüpfung der Erscheinungen in den Lebewesen bestehen. Doch ist es leicht einzusehen, daß diese Definition zu eng ist.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, hier die Bemerkung einzuschalten, daß ich unter Biologie die Gesamtwissenschaft von den Lebewesen, nicht, wie es manchmal geschieht, die Wissenschaft von den Lebenserscheinungen, den Anpassungen, der Variation usw., verstehe. Es ist sehr zu bedauern, daß sich in der Literatur für dieses Wort eine ganze Menge von Deutungen in Umlauf findet, so daß wir das merkwürdige Schauspiel erleben, daß das Ganze und einige voneinander verschiedene Teile desselben durch den gleichen Ausdruck bezeichnet werden.

Die Biologie bedeutet also für uns die gesamte wissenschaftliche Behandlung der Lebewesen. Es soll versucht werden nachzuweisen, warum diese Wissenschaft sich nicht allein aus der Feststellung von Gesetzen zusammensetzen kann.

Die Objekte der Biologie sind die Organismen und die an ihnen sichtbaren Vorgänge. Insofern nun die Objekte der Chemie die Stoffe und die an ihnen sich abspielenden Vorgänge darstellen, könnte man an eine völlige Analogie der beiden Gebiete denken. Und da ist ja

bekannt, daß die Chemie als die Wissenschaft von den Gesetzen der Stoffwandlung einen rein nomothetischen Charakter hat. Wenn sie auch gezwungen ist, die Stoffe und ihre Eigenschaften namhaft zu machen, so sind diese Eigenschaften doch wiederum zum größten Teil Vorgangseigenschaften (Ostwald), für die „reine Beschreibung“ oder „reine Klassifikation“, wie man es nennen wollte, bleibt nicht die Bedeutung einer besonderen Aufgabe, es ist Vorarbeit im besten Falle.

Ganz anders verhält sich aber die Biologie, und dieser Unterschied leuchtet ein, wenn man bedenkt, daß wir es in der Biologie mit individualisierten Trägern der Lebenserscheinungen zu tun haben, die nur auf dem Wege der Zeugung von ihresgleichen ihren Ursprung nehmen und die sich einer gewissen Variabilität erfreuen. Diese drei Eigenschaften der organisierten Träger der Lebenserscheinungen sind es, die in die Beschäftigung mit den Lebewesen eine idiographische Komponente hineinbringen. Dadurch, daß ein Lebewesen einen zeitlich begrenzten Lebenszyklus durchmacht, werden wir gezwungen, uns nach etwas Dauerndem umzusehen, nach etwas, was die einzelnen Lebenszyklen überragt, sie alle in sich schließend. Die Erscheinung der Elternzeugung bietet uns eine Handhabe dazu. Und die Einsicht in die Erscheinung der Variabilität erlaubt uns auch dort noch von Zugehörigen einer höheren Einheit zu sprechen, wo das unmittelbare Band der Verwandtschaft im engeren Sinne des Wortes nicht zu eruieren ist.

Das führt uns zum Begriffe der Art und aller höheren systematischen Kategorien: Gattungen, Familien, Ordnungen, Legionen, Klassen und Typen.

Diese Feststellung, daß es solche und solche Formen gibt und daß sie sich in besagter Weise unter höhere Kategorien bringen lassen, bleibt als primäre, mit anderen methodologisch inkommensurable bestehen und bedingt eine eigenartige Behandlung, die sich weder mit der nomothetischen noch mit der idiographischen Behandlungsweise gänzlich deckt. Zwar meint Windelband, als Systematik sei die Biologie nomothetischen Charakters, „insofern sie die innerhalb der paar Jahrtausende bisheriger menschlicher Beobachtung sich stets gleich bleibenden Typen der Lebewesen als deren gesetzmäßige Form betrachtet“. Allein bedenkt man die Sache etwas tiefer, so zeigt sich, daß es eine Anmaßung wäre, wenn die Biologie behaupten wollte, sie hätte die Form der gegebenen Lebewesen auf Gesetze zurückgeführt. Insofern es ein Postulat unserer Vernunft ist, die Gesetzlichkeit allen Geschehens gelten zu lassen, ist natürlich jede Art heute so, weil sie infolge der Geltung von Gesetzen so sein muß, aber dieses Postulat ist doch nicht zu verwechseln mit dem Ergebnis nomothetischer Forschung im Einzelfall, sonst hieße ja das, das Ergebnis der Forschung vorwegnehmen.

Es gibt tatsächlich in der organischen Formenwissenschaft eine idiographische und eine nomothetische Komponente. Es ist aber nicht ganz leicht, die eine und die andere ohne eingehende logische Untersuchungen klarzulegen. Richtet man sein Augenmerk auf den Ablauf der einzelnen Lebenszyklen, so ist man dazu prädisponiert, die idiographische Komponente zu übersehen. Man sagt sich dann: daß aus dem Ei eines Huhns immer ein Hühnchen entsteht, das ist der Ausdruck des diese Materie beherrschenden Gesetzes. Dann ist die Wissenschaft von den organischen Formen nomothetisch. So meint es

auch Windelband und so meinen es die Entwickelungsmechaniker und Entwickelungsphysiologen. Man denke aber an die oben erwähnte Erscheinung der Kontinuität, und die Sachlage verändert sich mit einem Schlage: es entsteht aus dem Hühnerei ein Hühnchen, weil das Ei von einem Huhn abgelegt wurde. Daß es aber heute auf der Erde eine Species Huhn gibt, das ist nicht mehr nomothetisch, sondern nur idiographisch zu erforschen.

Diese Darstellung richtet sich gegen die extreme „entwickelungsmechanische“ Auffassung. Wir müssen die nomothetische Seite der Formenwissenschaft auf die Erforschung des mannigfach variierten Einflusses der äußeren Bedingungen auf die Gestaltbildung im Organismenreich einschränken. Daneben bildet die Sichtung, Zusammenstellung und Sonderung der gegebenen Formerscheinungen unter Benutzung vereinheitlichender Begriffe eine zweite, idiographisch bedingte Arbeitsrichtung, der von den Entwickelungsmechanikern der Wert einer Wissenschaft abgesprochen wird. Es freut mich zu konstatieren, daß ein den Entwickelungsmechanikern so nahe stehender, modern denkender Autor wie E. Schulz in allerneuester Zeit gegen die „experimentelle Richtung“ den Vorwurf geltend macht: „sie vergesse, daß ihr Objekt, der Organismus, eine Geschichte hat, während sie den physikalischen und chemischen Körpern fehlt“, ein Vorwurf, den Eisig bereits vor 20 Jahren mit etwas anderen Worten formuliert hatte.

Daß es in der Biologie eine idiographische Komponente gibt, das wurde in anderen Ausdrücken bereits von Schleiden ausgeführt. Er schrieb 1855 über Morphologie: „Weder aus den Eigenschaften des Stoffes, noch aus den Gesetzen der Bewegung läßt sich ableiten, weshalb gerade 41 Planeten die Sonne umkreisen, weshalb nur Erde, Jupiter, Saturn und Uranus Trabanten haben, weshalb nur Saturn einen Ring hat usw. . . . Kurz, es gibt noch bestimmte, feststehende, gewordene räumliche Verhältnisse, welche nicht aus dem Gesetze der Bewegung folgen, welche nicht als Eigenschaften der Materie des Stoffes überhaupt betrachtet werden können, Verhältnisse, die die Form ausmachen, unter der uns die bewegten Massen erscheinen, mit einem Worte, eine bestimmte Gestalt dieses unseres Planetensystems, welche als zufällig insofern erscheint, als daneben noch unzählige andere Gestalten möglich und vielleicht auch für andere Sonnenmittelpunkte wirklich sind“ (Schleiden, Die Pflanze und ihr Leben).

3. Einteilung der biologischen Forschung nach der logischen Natur der Probleme.

Mit diesem Nachweis einer idiographischen Komponente in der Erforschung der Lebewesen soll nicht gesagt sein, daß nun die Biologie eine historische Wissenschaft sei. Die Geschichte ist ja nur als das Prototyp einer rein idiographischen Wissenschaft hingestellt worden. Aber die Umkehrung des Satzes würde eine zu weitgehende Schematisierung bedeuten. Also nicht alles, worin sich eine idiographische Komponente zeigt, ist deswegen schon als „Geschichte“ zu betrachten. Mit obigem Nachweis einer idiographischen Komponente in der Biologie wurde nur bezweckt, darzutun, daß in der Biologie, trotzdem sie eine wirkliche Naturwissenschaft ist, neben der Feststellung der Gesetzmäßigkeit von Naturvorgängen auch noch

eine Art Arbeit verrichtet wird, eine Arbeit, die ihrem logischen Wesen nach von jener ersteren grundverschieden, ja in einem Sinne sogar vollständig mit ihr inkommensurabel ist.

Diese durch die idiographische Komponente bedingte Art der Forschung kann als die Beherrschung der Mannigfaltigkeit durch Unterordnung unter Gruppenbegriffe bezeichnet werden. Sie ergibt sich aus einer Aneinanderreihung von Objekten nach Maßgabe ihrer gemeinsamen Merkmale, ist also im wesentlichen als die Bildung von Gattungsbegriffen zu betrachten. Wir müssen aber gleich hier bemerken, daß es sich nicht um die bloße Konstatierung handelt; daß es nicht die Form des Urteils annimmt: dieses Ding ist so, jenes so. Eine solche Konstatierung würde tatsächlich den Namen einer Wissenschaft nicht verdienen. Die wissenschaftliche Behandlung beginnt erst mit der Feststellung von Beziehungen zwischen den Objekten. Durch die Inbeziehungsetzung der Objekte ist nämlich erstens die ökonomische Funktion der Wissenschaft ermöglicht, indem eine Ersparnis an geistiger Arbeit erzielt wird. Und zweitens ist dadurch erst die Anwendung eines kritischen Verfahrens ermöglicht, die Sichtung und Prüfung der für die Zusammenstellung der Objekte maßgebenden Gesichtspunkte.

Wir werden dies am deutlichsten aus einem Beispiel erkennen.

Die Erkenntnis, daß ein uns vorliegender Flußkrebs 19 Paar gegliederter Anhänge hat, nämlich: zwei Paar Fühler, ein Paar Oberkiefer, zwei Paar Unterkiefer, drei Paar Kieferfüße, fünf Paar Gangbeine und sechs Paar Afterfüßchen, diese Erkenntnis ist an und für sich noch keine wissenschaftliche Errungenschaft. Wäre nämlich bei einem zweiten Individuum eine ganz andere Anzahl von ganz anders gestalteten Anhängen und in anderer Verteilung auf die Körperregionen, so bliebe es eine unzusammenhängende Summe von Einzeltatsachen.

Und es wäre eine wenig imponierende Leistung, sich das alles genau anzumerken oder gar auswendig zu lernen. Wissenschaft beginnt erst mit der Bildung der Begriffe, die auf der Konstatierung der Beziehungen beruhen. Der nächste Begriff auf diesem Gebiete ist der Begriff des gegliederten Anhangs. Auf Grund der Stellung zu den anderen Körperteilen, der Art der Anlage und Entwickelung stellt sich eine Verwandtschaft zwischen den Fühlern, den Mundwerkzeugen, den Gangbeinen, Afterfüßchen, Kopulationsorganen usw. heraus. Neben der Konstatierung der Konstanz der Zahl in der Art, Gattung, Familie, Ordnung, sogar in der ganzen Legion oder Unterklasse, neben der Feststellung der Verschmelzung mehrerer Segmente zu einer Region, ergibt sich die Möglichkeit einer zusammenfassenden Darstellung dieser Verhältnisse. Eine größere Gleichartigkeit, geringerer Grad der Verschmelzung, vollständigere, deutlichere Ausbildung aller Segmente und ihrer Anhänge wird als ein primitiverer Zustand betrachtet werden. Eine größere Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Anhänge, weitgehende Verwachsung der Segmente, stärkere Reduktion einzelner Regionen und ihrer Anhänge, wird als ein mehr abgeleiteter Zustand bezeichnet werden. Sowohl die Vergleichung ausgewachsener Anhänge, als auch ganz besonders die Betrachtung verschiedener Entwickelungsstadien wird zeigen, daß der zweireihige Spaltfuß die primitive Form darstellt, der einreihige Fuß dagegen die abgeleitete. Ebenso ist ein Anhang als stark abgeleitet

zu bezeichnen, wenn er im ausgebildeten Zustande eigentlich keine Gliederung aufweist, indem er sich bloß aus dem proximalen (basalen) Stück zusammensetzt. Daß man auf Grund dieses oder jenes Grades der Verwachsung der Segmente oder der Verkümmerung der Anhänge Gruppen des Systems bilden wird, soll hier nur beiläufig erwähnt werden. Auch die deszendenztheoretische Auslegung bleibe vorläufig beiseite. Es ist zur Genüge dargetan worden, daß es für diese Art der Inbeziehungsetzung von Erscheinungen charakteristisch ist, daß die miteinander in Beziehung gesetzten Objekte gemeinsame Merkmale besitzen; daß der Begriff des einen Objektes aus dem Begriff des anderen abgeleitet werden kann, indem aus dem Komplex von Merkmalen einige herausgehoben und andere eingesetzt werden. Man kann daher diese Beziehung nicht anders bezeichnen denn als „begriffliche“. Wir wollen nun diese Forschungsrichtung, die auf eine Aneinanderreihung von Objekten unter Feststellung ihrer begrifflichen Beziehungen hinausläuft, als „Biotaxie“ bezeichnen.

Dieselben Objekte, die gegliederten Anhänge des Krebses, können aber noch in ganz anderer Art in eine gesetzmäßige Beziehung zu anderen Erscheinungen gesetzt werden. Es ist das eine Art von Beziehungen, wie man sie in den physikalischen Wissenschaften auf Schritt und Tritt zu formulieren hat. Die allgemeine Form solcher Beziehungen ist folgende: wenn die eine Erscheinung A so ist, dann ist die andere Erscheinung B so, ist dagegen die erstere etwas anders, etwa A', dann hat die andere Erscheinung die Beschaffenheit B'. Auf unseren Fall angewandt heißt es also: wenn der gegliederte Anhang diese bestimmte Funktion zu erfüllen hat, so hat er die Form, hat er aber eine andere Funktion zu erfüllen, so hat er diese andere ganz abweichende Form. Die Beziehung zwischen der Form und der Funktion der Organe, ferner die Beziehung zwischen Form + Funktion auf der einen, und den besonderen jedesmaligen Lebensbedingungen auf der anderen Seite, diese Beziehungen sind, wie das angeführte Beispiel der gegliederten Anhänge der Krebse deutlich zeigt, von ganz anderer Natur als die oben besprochenen begrifflichen Beziehungen der homologen Organe untereinander. Dort verhalten sich die in Beziehung gesetzten Objekte so zueinander, daß der Begriff des einen durch Hinzufügung oder Weglassung einiger Merkmale sich in den Begriff des anderen überführen läßt. Hier sind die Begriffe völlig verschieden. Wie man nicht ein Pferd durch eine Deichsel dividieren kann, so kann man durch keine Merkmalsänderung den Begriff des Scherenfußes aus dem Begriff des Ergreifens der Beute herleiten. Aber das Ergreifen der Beute ist die Funktion des Scherenfußes, und es besteht eine sichtbare Beziehung zwischen der besonderen Ausbildung dieses Scherenfußes und seiner besonderen Funktion. Da bei dieser Art von Beziehungen die wirklichen Eigenschaften eines Objektes eine direkte Abhängigkeit von den Eigenschaften einer anderen Erscheinung zeigen, so wollen wir diese Beziehungen als reale Beziehungen und die Erforschung solcher realer Beziehungen als „Biophysik“ bezeichnen. Biotaxie und Biophysik sind die beiden grundverschiedenen und völlig inkommensurablen Arten der Forschung, wenn man die logische Natur der dabei angestellten Betrachtungen zum Unterscheidungsmerkmal nimmt. Sie sind selbstverständlich nicht durch das ihnen zugewiesene Objekt verschieden, und ebensowenig durch die Technik der Unter-

suchung, sondern einzig und allein durch die Art der zur Anwendung kommenden Denkprozesse und Aussagen. Wir haben ja gesehen, wie ein und dasselbe Objekt bald von der biotaktischen, bald von der biophysikalischen Seite betrachtet wird.

4. Einteilung der Biologie nach der materiellen Natur der Probleme.

Neben dieser Einteilung der gesamten biologischen Forschung in zwei Typen nach den formal-logischen Differenzen, muß noch eine andere Einteilung vorgenommen werden, bei der wir vom Unterschied der materiellen Gesichtspunkte ausgehen, die bei der Erforschung der Tiere maßgebend sind. Man könnte es auch so ausdrücken: welche Fragen bezüglich der tierischen Organismen müßten beantwortet werden, damit unser rein wissenschaftliches Interesse (also abgesehen von der angewandten Zoologie) sich vollständig befriedigt fühlte? Es scheint mir, daß man bei dem gegenwärtigen Stande der zoologischen Forschung sieben solche Fragen aufzählen muß, deren Beantwortung für die vollständige Erkenntnis der Erscheinungen im Tierreich notwendig und hinreichend wäre. Wir wollen sie hier alle durchgehen.

Als erstes möchten wir die Klassifikation oder Taxonomie anführen, d. h. die Gruppierung der Tiere in Arten, Gattungen, Familien, Ordnungen, Legionen, Klassen und Typen. Man mag über den Wert oder Unwert der „Systematik“ verschiedener Meinung sein, wir haben hier keinen Grund, auf alle die abweichenden Anschauungen einzugehen. Es bleibt aber als Tatsache bestehen, daß die Zoologen einen beträchtlichen Teil ihrer Arbeitskraft der Erforschung dieser Gruppierung der Tiere nach dem Grade ihrer Aehnlichkeit widmen. Selbst extreme Gegner der „Systematik“ werden nicht in Abrede stellen, daß die Unterordnung der Einzeldinge unter Gruppenbegriffe der ökonomischen Funktion der Wissenschaft entspricht und daß die Sichtung der Kriterien der „systematischen Verwandtschaft“ zur Ausbildung des kritischen Urteilsvermögens beiträgt.

Der zweite materielle Gesichtspunkt der zoologischen Forschung ist derjenige der Formerscheinungen oder der Gestalten. Es ist die Morphologie, um einen alten gebräuchlichen Namen anzuwenden. Nicht vereinzelte Befunde betreffend die Formerscheinung, sondern Zurückführungen auf bestimmte Grundformen, Symmetrieverhältnisse, Metamerien, konstante gegenseitige Lagerungsverhältnisse bestimmter Körperteile, Zusammenhang mit der Lebensweise, Korrelation, Anpassung usw., das ist der Gegenstand der Morphologie. Daß es sich dabei einerseits um die Feststellung der Einheit in der Mannigfaltigkeit, andererseits um Feststellung kausaler und teleologischer Beziehungen der Gestalt handelt, ist oben bereits mit hinreichender Ausführlichkeit dargelegt worden[1]).

Die dritte materielle Frage der Forschung ist diejenige der Lebensvorgänge. Da die Organismen fortwährend Stoffe aus der Außenwelt aufnehmen, sie verarbeiten und in anderer Zusammensetzung wieder abgeben, dabei aber eine für jede Art spezifische Zu-

1) Obiges gilt nicht nur vom Körper als Ganzes, sondern auch von seinen Teilen, den Organen, Geweben und Zellen.

sammensetzung beibehalten, so ergibt sich daraus die Notwendigkeit einer Erforschung der Gesetze des Stoffwechsels. Daneben gibt es natürlich auch Gesetze des Energiewechsels und des Formwechsels. Die Erforschung der Gesetze der Formbildung und Formwandlung kann als ein integrierender Bestandteil der Physiologie, neben dem Stoff- und Energiewechsel, er kann aber auch als der biophysikalisch betriebene Teil der Morphologie betrachtet werden. Ganz unnötig sind dagegen solche Namen wie „Entwickelungsmechanik". Besser ist die Drieschsche Bezeichnung „Entwickelungsphysiologie", aber noch einfacher und schlichter ist „Physiologie der Formbildung". Bei „Entwickelungs*mechanik*" denkt man unwillkürlich an mechanische Auslegungen, während es ein Gebot der Methodologie ist, in die Definitionen ja keine fertigen Bestimmungen über die Art der Auslegung der Resultate aufzunehmen. Bei „*Entwickelungs*-physiologie" denkt man unwillkürlich an die Entwickelung des Embryo. Aber es braucht nicht unbedingt ein Embryo zu sein, um das Objekt der „Physiologie der Form" zu bilden. Die mit dem Eintritt der Pubertät verbundenen Veränderungen, ja auch die Involutionserscheinungen des alternden Organismus und die reparativen Veränderungen des Organismus (etwa verheilte Knochenbrüche), sie alle unterliegen der Erforschung unter dem kausalen und teleologischen Gesichtspunkte der Physiologie des Formwechsels. Und doch sind das keine embryonalen Entwickelungsvorgänge.

Eine weitere, in den obigen nicht enthaltene Fragestellung für die Erforschung der Tierwelt liegt der Untersuchung der *Anpassungen* der Tiere zugrunde. Im Vordergrunde des Interesses steht hier die lebenserhaltende Natur der verschiedenen Strukturen und Prozesse. Es ist die *Oekologie*. Es muß hervorgehoben werden, daß die Bezeichnung dieses Gebietes als „Biologie" schon zu manchem Mißverständnis Anlaß gegeben hat.

Einen fünften materiell verschiedenen Zweig der zoologischen Forschung stellt die Tiergeographie, besser *Chorologie* der Tierwelt, dar. Hier kommt sowohl die biophysikalische Erforschung der Verbreitungsmittel und -wege, der Verbreitungshindernisse und ihrer Wirkung auf die Isolation der Formen usw. als auch die durch die ganze Vergangenheit mitbedingte und heute in ihrem einfachen Gegebensein zu erforschende Verteilung der verwandten Formen auf der Erde in Betracht. Unter Benutzung der von der Klassifikation hergegebenen Begriffe gelingt es dann, auf Grund des Vorhandenseins oder Fehlens gewisser Formengruppen die einzelnen Erdräume faunistisch zu charakterisieren.

Der sechste Gesichtspunkt der Erforschung der Tierwelt wird durch die Notwendigkeit gegeben, die zeitliche Aufeinanderfolge verwandter Formen in der Erdgeschichte festzustellen. Wir bezeichnen es als *Chronologie*, ein Ausdruck, der auch schon um die Mitte des 19. Jahrhunderts gebraucht wurde, aber in neuerer Zeit in Vergessenheit geraten ist. Wie sich unsere Chronologie von der „Paläontologie" unterscheidet, soll weiter unten gezeigt werden.

Die siebente und letzte Art der Betrachtung der Lebewesen ergibt sich aus dem Umstande, daß wir wohl die individuellen Lebenszyklen der Tiere kennen, nicht aber den Ursprung derselben. Indem wir jedes einzelne Tier aus einem anderen auf dem Wege natürlicher Zeugung entstehen sehen, regt sich die Frage nach dem

Uranfange dieser aneinandergeketteten Lebenszyklen, nach dem „Ursprung der Arten“, wie man es mit einem weniger geeigneten Ausdrucke zu bezeichnen pflegt. Denn Arten sind abstrakte Begriffe. Was uns interessiert, ist der Ursprung der sichtbaren Mannigfaltigkeit. Um hier zu greifbaren positiven Ergebnissen zu gelangen, gehen wir von Erfahrungen aus, gelangen aber bald zu Hypothesen und Theorien. Aus der Sichtung der sicheren Erfahrungen über die abgestufte Mannigfaltigkeit der Organismen, die Elternzeugung, die individuelle Variabilität, die Verteilung in Raum und Zeit ergibt sich für jeden, der die Einzelerfahrungen zu einem von inneren Widersprüchen freien System zusammenfassen will, die zwingende Schlußfolgerung: Alle diese Erscheinungen lassen sich nur dann erklären, d. h. im Zusammenhang verstehen, wenn man annimmt, daß die gegebene Mannigfaltigkeit das Ergebnis eines Entwickelungsvorganges darstellt.

Kann es nachgewiesen werden, daß diese Aussage mit keinem Elemente unseres Erfahrungswissens in Widerspruch steht, so gilt sie als verifizierte und angenommene Hypothese, oder mit anderer Bezeichnung als Theorie. Diese ist für jeden bindend, der die Voraussetzungen angenommen hat und der in der Wissenschaft nicht bloß einen Haufen, wenn auch noch so exakt beobachteter Tatsachen, sondern ein Mittel zur Vereinheitlichung unserer Erfahrung erblickt.

Wer diese Theorie angenommen hat, der steht aber auch gleich vor zwei weiteren Problemen, die wir kurz als das Stammbaumproblem und das Faktorenproblem bezeichnen wollen. Es dürfte bekannt sein, was darunter zu verstehen ist. Wenn die Entwickelung als Theorie akzeptiert ist, so kann uns interessieren, eine Vorstellung von den Vorfahren einer gegebenen Tiergruppe zu gewinnen und eine Einsicht in die Notwendigkeit des Hervorgehens dieser Nachkommengruppen aus ihren Vorfahren anzustreben. So kann man sagen, daß das Gesamtgebiet der siebenten und letzten Frage, das wir als Genetik bezeichnen wollen, sich in drei Teile gliedert: die Grundfrage (ob Entwickelung oder unabhängiges Entstehen), die Stammbaumfrage und die Faktorenfrage.

5. Kombination der beiden Einteilungen.

Das vorstehend mitgeteilte System der biologischen Wissenschaft unterscheidet sich von allen ähnlichen Versuchen einer Systematisierung unter anderem dadurch, daß nicht eine Einteilung vorgeschlagen wird, sondern zwei: die eine beruht auf der Unterscheidung formaler Gesichtspunkte der Forschung, die andere auf der Auseinanderhaltung materieller Gesichtspunkte. Es ist ein Fehler der bisherigen Systeme, daß sie es versuchten, in einer Einteilung sowohl den methodischen als den sachlichen Unterschieden der verschiedenen Forschungszweige Rechnung zu tragen. Bei der hier vorgeschlagenen doppelten Einteilung entsteht aber die Frage: wie lassen sich diese beiden Einteilungsweisen kombinieren. Läßt sich einer der sieben materiellen Gesichtspunkte nur einem der beiden formalen Gesichtspunkte zuordnen oder ist innerhalb eines und desselben materiellen Gesichtspunktes die Anwendung beider grundverschiedenen Forschungsweisen möglich? Gehen wir kurz alle sieben Gesichtspunkte durch, so zeigt sich folgendes:

In der Klassifikation ist entsprechend ihrer Natur nur die Anwendung der biotaktischen Methode möglich, denn da handelt es sich immer nur um die Bildung von Gattungsbegriffen auf Grund der Betrachtung der Merkmale der einzelnen Dinge. Eine reale Beziehung, oder sagen wir ein funktionelles Abhängigkeitsverhältnis zwischen zwei Arten einer Gattung oder zwei Gattungen einer Familie usw. gibt es selbstredend nicht. Die Klassifikation oder Taxonomie arbeitet also ausschließlich biotaktisch.

Die Morphologie ist nach dem oben Dargelegten dasjenige Gebiet, wo die biotaktische und die biophysikalische Betrachtungsweise nebeneinander geübt werden können und müssen. Die Gestalten werden nach ihrer Einheit in der Mannigfaltigkeit, also biotaktisch, und ferner nach ihrem realen oder funktionellen Zusammenhang mit irgendwelchen sonstigen Erscheinungen studiert, also biophysikalisch.

Die Physiologie wird ausschießlich biophysikalisch behandelt. Die Lebensvorgänge und die Funktionen der Organe sollen in ihren realen Beziehungen zur Umwelt im weitesten Sinne des Wortes erforscht werden.

Dasselbe kann auch von der Oekologie gesagt werden, denn die Beziehungen, die wir als Anpassungen an die Außenwelt aufdecken, sind reale Beziehungen. Man denke an die verschiedene Färbung der Mantis religiosa je nach dem Aufenthaltsort (dürres oder grünes Gras) an die Differenzen der Krebse einer und derselben Art, je nach der Tiefe, in der sie gefunden werden (Dofleins Vorschlag, Standortsvarietäten bei den Krabben zu unterscheiden; in: Die Augen der Tiefseekrabben, Biol. Centralbl., 1903) usw. usw. Es ist leicht, einzusehen, daß, ganz abgesehen von dem besonderen teleologischen Charakter der hier aufgedeckten Beziehungen, die Form des zu konstatierenden Verhältnisses eine derartige ist: wenn A so ist, dann ist B so, ist aber A anders, dann ist auch B anders. Also ist es eine Zusammenfassung der Erscheinungen nicht nach begrifflicher Verwandtschaft, sondern nach funktionellen Abhängigkeitsbeziehungen. Die teleologische Färbung der Konstatierung, daß diese parallele Veränderlichkeit der Phänomene lebenserhaltend wirkt, verändert nichts an der logischen Form jener Art von Forschung, die wir als die biophysikalische bezeichnen müssen.

Die Chorologie oder die Lehre von der Verbreitung der Tiere im Raume (Tiergeographie) hat eine biotaktische und eine biophysikalische Seite. Die gesetzmäßigen und stets sich wiederholenden Vorgänge des Sich-Ausbreitens im Raume werden nach ihren realen funktionellen Beziehungen studiert. Die einmal gegebene und sozusagen idiographisch mitbedingte Verteilung im Raume wird aber in biotaktischer Weise dargestellt, zumal man hier an die von der Klassifikation gegebenen Gruppenbegriffe anknüpfen muß. Es werden ja die Areale der systematischen Gruppen, die auf Grund des Vorkommens oder Fehlens gewisser Familien und Ordnungen abgegrenzten tiergeographischen Regionen und Reiche in ihrer einmal gegebenen Beschaffenheit erforscht und gruppiert.

Die Chronologie betrachtet die Verteilung der verwandten Formen in der Zeit und gewinnt dadurch einen ausschließlich biotaktischen Charakter. Wenn von der Lebensweise der fossilen Tiere und ihren Anpassungen die Rede ist, so ist das eben Physiologie,

oder Oekologie oder Chorologie einer fossilen Tierart und unterscheidet sich logisch in nichts von den analogen Forschungen an lebenden Arten. Das Spezifische der Chronologie ist die gegebene Reihenfolge im zeitlichen Auftreten verwandter Formen, und da muß die biotaktische Methode vorherrschen.

In der Genetik endlich betätigt sich das Forschen nach beiden Richtungen. Denn in der Grundfrage der Genetik: selbständiges Erscheinen der einzelnen Arten oder Abstammung einer jeden Art von anderen, verwandten, da ist natürlich die biotaktische Betrachtungsweise die vorherrschende. Ohne den Begriff der Verwandtschaft, ohne die graduell abgestuften Aehnlichkeiten der Lebewesen hätte die Grundfrage der Genetik ja gar keinen Sinn. Und abgesehen von den Fällen, in denen uns die Annahme einer Konvergenz berechtigter erscheint, ist ja geradezu der Grad der Aehnlichkeit vom genetischen Standpunkt zugleich der Verwandtschaftsgrad. Die Verwandtschaft ist die Deutung der vorgefundenen Aehnlichkeit, daher bleibt es richtig, daß das Denken sich im Gebiete dieser Grundfrage der Genetik auf biotaktischem Boden bewegt. Man operiert ja da fortwährend mit Begriffen, die sich durch Merkmalsgeneralisation, nicht mit Begriffen, die sich aus der Betrachtung realer Abhängigkeitsverhältnisse ergeben. Anders ist die Sache auf dem Gebiete der dritten Frage der Genetik, nämlich der Frage nach den treibenden Kräften, oder den Faktoren der Umbildung. Hier werden reale, und zwar kausale und teleologische Beziehungen zwischen der jeweiligen Beschaffenheit der Organismenwelt im ganzen oder der einzelnen Formen und der Gesamtheit der ihre Existenz bedingenden Faktoren gesucht. Auch das ganze Gebiet der Erforschung der Formen und Gesetze der Variabilität fällt unter diesen biophysikalischen Gesichtspunkt. Die Formulierung der gefundenen realen Beziehungen ist in den einen Fällen vorwiegend kausal (z. B. Spaltungsgesetze bei alternativer Vererbung), in den anderen dagegen vorwiegend teleologisch (z. B. die komplementäre chromatische Adaptation der Algen, zahlreiche Regenerationserscheinungen usw.).

Wir haben durch diese Darstellung der Kombination unserer beiden Einteilungen der Biologie eine Grundlage gewonnen für die Beurteilung der Frage nach der logischen Selbständigkeit irgendeines gegebenen Teiles der Biologie, oder, wie man es gewöhnlich zu nennen pflegt, irgendeiner biologischen Disziplin. Vom Standpunkte dieses unseres logischen Systems der Biologie wäre also eine besondere Disziplin ein solcher Teil der Biologie, der einen von jenen sieben materiellen Gesichtspunkten umfaßt oder eine jener beiden Methoden betätigt. Es existieren aber zahlreiche biologische Disziplinen, die nicht nach dem soeben dargelegten logischen System orientiert sind. Und um uns über die logische und methodologische Natur solcher gegenwärtig als besondere Disziplinen anerkannter Teile der Biologie klar zu werden, müssen wir zunächst nachzuweisen versuchen, welche Kriterien bei der Individualisierung jener Disziplinen maßgebend gewesen sind, oder es zu sein pflegen.

6. Was sind besondere Disziplinen im praktischen Sinne.

Es soll zunächst an einigen Beispielen gezeigt werden, wie gegenwärtig besondere Disziplinen charakterisiert werden. Es gibt Disziplinen, die nach dem besonderen Objekte, mit dem sie sich be-

schäftigen, von den übrigen unterschieden werden. Wir nennen als Beispiele die Ornithologie, die Entomologie. Innerhalb der Entomologie kann eigentlich noch eine Lepidopterologie, eine Coleopterologie usw. ausgesondert werden, und zwar ganz mit der gleichen Berechtigung, mit der die Entomologie aus der Gesamtzoologie ausgeschieden wird. Denn es ist ja selbstverständlich, daß es nicht unbedingt eine besondere Klasse im Sinne der Klassifikation zu sein braucht, um die Abspaltung einer besonderen Disziplin berechtigt erscheinen zu lassen. Es kann also unter Umständen auch nur eine besondere Ordnung sein, ja sogar eine besondere Familie (Hominidae) oder Gattung, wie das Beispiel der „Anthropologie" zeigt. Innerhalb der Ornithologie könnte man an die „Oologie" erinnern als Beispiel einer Disziplin, die nicht einmal eine bestimmte Gruppe des Tierreichs, sondern nur ein bestimmtes Organ, ja eigentlich eine bestimmte Zelle der Tiere einer gewissen Klasse zum Gegenstand hat.

Es braucht kaum besonders bewiesen zu werden, daß vom Standpunkte unseres logischen Systems der Biologie auf jede solche Disziplin, die nur eine Anzahl von Tieren, eine Klasse, Ordnung, Familie zu ihrem Gegenstand wählt, alle jene Bestimmungen Anwendung finden, die wir soeben für die Gesamtbiologie abgeleitet haben, d. h. nach unserer Ansicht kann die Ornithologie logisch und praktisch ihre Objekte in biotaktischer oder biophysikalischer Weise studieren und an ihnen die sieben materiellen Probleme erforschen, die Klassifikation, Morphologie, Physiologie, Oekologie, Chorologie, Chronologie und Genetik.

Etwas anders verhält es sich schon im Falle derjenigen besonderen Disziplinen, die sich nicht durch die Zugehörigkeit ihrer Objekte zu einer bestimmten Klasse des Systems herausheben, sondern nach irgendeinem anderen Merkmal definiert sind. Es sei hier als Beispiel auf die Paläontologie verwiesen. Paläontologie, die Wissenschaft von den ausgestorbenen Lebewesen, in unserem Falle Paläozoologie. Von unserem oben dargelegten Standpunkte aus ist in dieser Abgrenzung eines Wissensgebietes nichts über die logische Natur desselben ausgesagt. Weder ist darin eine Charakteristik der formalen Natur der Forschung (ob Biotaxie oder Biophysik), noch eine Angabe bezüglich der materiellen Gesichtspunkte derselben enthalten. Wir müssen also selbst darüber nachdenken. Und da stellt sich für uns bald heraus, daß logisch wenigstens der Anwendung der beiden formalen und aller sieben materiellen Gesichtspunkte auf die ausgestorbenen Tiere nichts im Wege steht. Mit anderen Worten, es lassen sich an ihnen Betrachtungen klassifikatorischer, morphologischer, physiologischer, ökologischer, chorologischer, chronologischer und genetischer Natur anstellen, natürlich mit denjenigen Modifikationen, die der eigenartige Erhaltungszustand dieser Objekte bedingt. Praktisch freilich werden wir nie behaupten, daß die Ichthyosaurier besonders geeignete Objekte für die Durchführung von Stoffwechselversuchen oder zur Nachprüfung der Mendelschen Regeln abgeben. Da sie aber Tiere sind, so müssen sie sich logisch jenem Schema fügen und der Erforschung nach den sieben materiellen und zwei formalen Gesichtspunkten zugänglich sein.

Wie ist es aber zu erklären, daß die Paläontologie doch eine besondere Disziplin ist, daß es doch besondere Institute, Lehrstühle, Vorlesungen usw. für diese besondere Disziplin gibt? Natürlich nur

durch die technischen Umstände der Arbeitsteilung und durch die historischen Umstände der allmählichen Differenzierung eines besonderen Studiengebietes, das uns heute als ein Teil der umfassenden Zoologie erscheint, das aber zur Zeit seiner Entstehung nicht so aufgefaßt werden konnte, weil diese erweiterte Auffassung der Zoologie eben erst neueren Datums ist. Geologen waren es, die die fossilen Reste der Tiere zutage gefördert haben und sie zunächst zu bearbeiten begannen. Die Petrefaktenkunde galt ihnen als ein Hilfsmittel zur Altersbestimmung der Schichten sedimentärer Gesteine. Heute wird der Ausdruck „Petrefaktenkunde" fast nie mehr gebraucht und die Paläontologie, die sich daraus entwickelt hat, erscheint kaum mehr als Anhang der Geologie. So vollzieht sich eine Verschiebung im Sinne einer Emanzipation von den technisch-historischen Momenten und eines engeren Anschlusses an die logisch verwandte übergeordnete Wissenschaft — die Zoologie.

In etwas anderer Weise läßt sich eine derartige Evolution an einem anderen Wissenszweige beobachten. Ich meine die Embryologie. Die Absonderung dieser Disziplin ist nicht durch die Zugehörigkeit ihrer Objekte zu einer besonderen Klasse des Systems, sondern durch das gemeinsame Merkmal dieser Objekte bedingt, daß sie sich alle in einem unreifen Zustande befinden, oder daß sie noch nicht jenes Aussehen erlangt haben, das üblicherweise als das Normale für die Geschöpfe ihrer Species gilt. Die Definition sieht in dieser Form etwas unbestimmt aus, sie ist es aber notgedrungen, weil das Objekt eben unscharf umschrieben ist. Man denke nur, daß die Aneinanderreihung embryonaler Zustände bei den einzelnen Arten in so ungleichem Verhältnis zum definitiven Zustand steht, je nachdem es sich um Fälle von direkter Entwickelung oder Metamorphose, um ovipare oder vivipare Arten usw. usw. handelt. Da ferner bei den Tieren auch nach dem als „Geburt" bezeichneten Moment noch mannigfache Rück- und Fortbildungen von Organen stattfinden, so ist die Grenze äußerst unsicher. Da nun vom Standpunkte des oben entwickelten logischen Systems sich an Embryonen von Tieren sowohl morphologische, als physiologische und ökologische Untersuchungen durchführen lassen, da die Befunde für die Zwecke der Klassifikation verwertet und bei den Betrachtungen über die Genetik im weiteren Sinne (also sowohl die Grundfrage als auch die Frage nach den Stammbäumen und den Faktoren der Entwickelung) sehr wertvoll sein können, so ergibt sich, daß außer der Chorologie und Chronologie alle übrigen fünf materiellen Gesichtspunkte an der „Embryologie" beteiligt sein können. Und was die formalen Gesichtspunkte anbetrifft, so kann man das Studium der Embryonen sowohl für die Zwecke der Biotaxie, d. h. zur Feststellung der Einheit in der Mannigfaltigkeit (man denke an die Zuteilung der Sacculina und anderer Cirrhipedien zu ihren betreffenden Gruppen auf Grund der embryonalen Zustände), als auch für die Erforschung realer Beziehungen (etwa die Anpassungen pelagischer Larven, die Verschiedenheit der Nordsee- und der Mittelmeerlarve des Polygordius u. a. m.) verwerten. Es erscheint also von unserem Standpunkte durchaus unmöglich, der Embryologie auf Grund einer logisch nachweisbaren Besonderheit die Stellung einer besonderen Disziplin zuzuerkennen. Man muß sich aber daran erinnern, daß die Zoologie einst viel zu eng gefaßt zu werden pflegte und eine derartige inten-

sive Erforschung der sich entwickelnden Lebewesen infolge der Neuheit des von ihr geübten Verfahrens als ein besonderes Wissensgebiet imponieren mußte. Von unserem Standpunkt aus ist es daher völlig belanglos, ob man die „Embryologie" der „Morphologie" koordiniert oder subordiniert. Manche Autoren streiten auch heute noch darüber. Braus schreibt in seinen „Experimentellen Beiträgen zur Morphologie", 1906, S. 9: „Ich will hier nur vorausschicken, daß in der embryologischen Methode eine besondere Möglichkeit morphologischer Forschung gegeben ist, welche von der vergleichend-anatomischen, d. h. der von fertigen Objekten ausgehenden Betrachtung prinzipiell verschieden ist. Es war also ein wesentlicher Fortschritt, die vergleichende „Anatomie" auf die fertigen Formen zu beschränken und dadurch das Eigenartige sich entwickelnder Formen deutlicher hervortreten zu lassen, wenn auch die Wertung der Stellung beider Forschungsrichtungen zueinander noch zu Bedenken Anlaß gibt (siehe nächstes Kapitel). Ganz verfehlt ist es dagegen, nachdem einmal dieser Fortschritt erzielt ist, wiederum die Ontogenie der vergleichenden Anatomie als einer morphologischen Hilfswissenschaft subsumieren zu wollen, wie es Driesch getan hat."

Nun, unseres Erachtens ist eine solche Subsumption schon deshalb unrichtig, weil man erstens an den „Embryonen" nicht bloß „Morphologie" studieren kann und weil man zweitens beim Studium der „vergleichenden Anatomie" sich nicht auf die ausgewachsenen Tiere beschränken kann. Aber was in aller Welt vermag aus der Erforschung der Gestalt, der Lebensvorgänge und Anpassungen eines Tieres eine logisch selbständige Disziplin zu machen einzig und allein aus dem Grunde, weil das Tier noch nicht „erwachsen" ist?

7. Aus der Geschichte der vergleichenden Anatomie (von Severino bis Gegenbaur).

Im vorstehenden wurde die Stellung der Morphologie im System der biologischen Wissenschaften unter normativen Gesichtspunkten dargestellt, d. h. wir gingen von bestimmten Voraussetzungen aus und suchten zu zeigen, wie sich unter der Annahme dieser Voraussetzungen die Morphologie zum Gesamtgebiet, dessen Teil sie darstellt, verhalten muß. Jene Voraussetzungen, die dem entwickelten System der Biologie zugrunde liegen, sind 1) daß die Morphologie ein integrierender Bestandteil der Zoologie ist; 2) daß die Einteilung der zoologischen Forschung nach der Methode von der Einteilung der Zoologie nach dem Inhalt der Probleme gesondert werden muß; 3) daß die technischen Momente, die die Art und die Behandlung der Objekte betreffen (also ob zergliedert wird oder nicht, ob es sich um ein ausgewachsenes Tier handelt oder um ein junges, ob es ein fossiles oder ein noch lebendes Tier ist), daß alle diese Momente nicht zu Kriterien der logischen Abgrenzungen gehören; 4) daß endlich auch die praktischen Rücksichten auf die Verteilung der Fächer in den Fakultäten, auf ihre Anwendungen in der Heilkunde usw. bei den Erörterungen über die logischen Grundlagen eines Wissensgebietes und über seine Beziehungen zu den Nachbargebieten außer acht gelassen werden müssen.

Wenn wir daneben den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Stellung der Morphologie zu den übrigen Gebieten der Biologie,

wie er sich aus den Aeußerungen der Autoren in der Literatur ergibt, betrachten, so zeigt sich, daß die Situation durchaus nicht so klar ist, wie man nach dem Vorstehenden annehmen möchte. Auf der einen Seite die Mehrzahl der Zoologen, die die „Morphologie" mit „vergleichender Anatomie" identifizieren und dabei zunächst diesen Wissenszweig mehr nach technischen als nach logischen Kriterien von allen übrigen absondern, indem sie ihn der „deskriptiven Anatomie" entgegenstellen. Da aber eine deskriptive Anatomie der Tiere ja gar nicht existiert, so gewinnt jene Gegenüberstellung nur dann einen Sinn, wenn man sie auf die „deskriptive Anatomie des Menschen" bezieht. Bedenkt man aber, wie sicher heutzutage die Abgrenzung der Zoologie von der Medizin ist und wie fortschrittlich die „Anthropotomen" selbst sind, die ja den Bau des Menschen im Zusammenhang mit seiner Stellung in der Natur studieren, so gewinnt man den Eindruck, daß jene Interpretation der „vergleichenden Anatomie" als des Antipoden der „Anatomie" schlechthin keinem wirklichen Bedürfnis der heutigen Wissenschaft entspricht.

Wenden wir uns dem Inhalte selbst zu, so ist es die Ansicht jener Mehrzahl der Zoologen, daß die Morphologie nur die Aufgabe habe, die Einheit in der Mannigfaltigkeit der Tiergestalten nachzuweisen. Es werden die Organe der Tiere in Reihen geordnet und die mannigfachen Modifikationen einer und derselben Wesenheit darin gesucht. Der Grundbegriff der so aufgefaßten Morphologie ist derjenige der Homologie. Es handelt sich aber nicht um die Reihen physiologisch gleichbedeutender, sondern um die Reihen gestaltlich gleichwertiger Organe. „Homologie und Analogie sind daher zwei scharf gesonderte Begriffe, von denen der eine die Beziehung des Organs zu seiner Genese, der andere jene zu seiner Verrichtung zum Objekte hat" (Gegenbaur). Für die Homologisierung zweier Formgebilde kommt es natürlich nicht auf die Funktion an: so werden die oberen Schneidezähne verschiedener Säugetiere miteinander homologisiert, trotzdem sie in den einzelnen Ordnungen verschieden funktionieren. Maßgebend ist aber, daß sie alle im Os praemaxillare, im Zwischenkieferknochen sitzen. Auch auf die Größe kann es nicht ankommen, sondern nur auf die Art der Verbindung mit anderen Teilen in allen Phasen des individuellen Entfaltungsprozesses. So ist es im allgemeinen anerkannt, daß die Halsrippen der Säugetiere den übrigen Rippen homolog sind, trotzdem sie frühzeitig mit den Wirbeln verwachsen und nur als Fortsätze derselben erscheinen. Je heterogener anscheinend die Gebilde sind, deren Homologie nachgewiesen werden kann, desto größer der Triumph und die Einschätzung des Wertes der ganzen Methode. Nach der obigen Definition der oberen Schneidezähne der Säugetiere sollte bei Tieren, die kein Praemaxillare haben, auch von Schneidezähnen nicht die Rede sein. Ein solches Tier ist der Mensch; und der Nachweis, daß es beim Menschen ebenfalls einen Zwischenkiefer gibt (Goethe, Vicq d'Azyr), bildet einen Markstein in der Entwickelung der Morphologie, ja in einem gewissen Sinne vielleicht den Ausgangspunkt dieser Wissenschaft.

Gegenbaur unterschied schon 1870 verschiedene Arten der Homologie: Allgemeine Homologie — „wenn ein Organ auf eine Kategorie von Organen bezogen wird, oder wenn ein damit verglichenes Einzelorgan nur als Repräsentant einer solchen Kategorie zu gelten hat". Diese Art der Homologie zerfällt dann noch in vier

Unterkategorien: 1) Homotypie, das ist z. B. das gegenseitige Verhalten der Organe in den beiderseitigen Körperhälften, linkes und rechtes Ohr, Auge usw. 2) Homodynamie, diese Bezeichnung gilt für das morphologische Verhältnis der aufeinanderfolgenden Segmente des metameren Körpers von Wirbeltieren, Gliederfüßlern usw. 3) Homonomie, für die Finger einer Hand, resp. die Zehen eines Fußes. 4) Homonymie, für Teile, die durch Gliederung sekundärer Körperteile entstanden sind, so z. B. für die einzelnen Abschnitte der Gliedmaßen.

Spezielle Homologie, oder Homologie im engeren Sinne — „das Verhältnis zwischen zwei Organen, die gleiche Abstammung besitzen, somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen sind". Hier unterschied Gegenbaur noch die komplette und inkomplette Homologie. Komplette Homologie weisen die Oberarmknochen aller Wirbeltiere von den Amphibien bis zu den Säugetieren auf. Inkomplette Homologie besteht z. B. zwischen dem Herzen der Fische und demjenigen der Säugetiere, da bei letzteren zu den schon von den Fischen her bekannten Teilen noch neue hinzutreten. In anderen Fällen ist die Homologie inkomplett infolge der Verminderung der Bestandteile eines Organs. — So weit die Gegenbaurschen Begriffsbestimmungen.

In neuester Zeit hat Bütschli unter homonomen Organen alle homologen Organe eines und desselben Individuums verstanden und hervorgehoben, daß jener subtilen Unterscheidung von homotypen, homonymen und homodynamen Organen „für das tiefere Verständnis kein großer Wert zukommt" (Vorlesungen über vergleichende Anatomie, 1910, S. 11).

Auch für die methodologische Betrachtung sind jene Unterscheidungen weniger von Belang als die Grundfrage nach den Kriterien der Homologie. Schon in der oben zitierten Definition von Gegenbaur ist mit Homologie „die Beziehung des Organs zu seiner Genese" gemeint. Die Genese kann aber in zweifacher Weise interpretiert werden. Wenn es sich um die Genese des Individuums handelt, dann sind die Befunde an Embryonen die Hauptquelle für die Feststellung der Homologie. Doch ist diese Quelle nicht immer allein maßgebend, wenn es sich um die Feststellung von speziellen Homologien handelt (was nach Gegenbaur einen großen Teil der Hauptaufgabe der vergleichenden Anatomie bildet). Ich führe nur ein Beispiel an: die allgemeine Homologie der Stoßzähne des Elefanten mit den Schneidezähnen anderer Säugetiere gilt schon lange als sicher; aber welchem von den drei oberen Schneidezähnen ist der Stoßzahn des Elefanten „speziell homolog". Erst die Auffindung des fossilen Moeritherium hat hier einen Einblick gewährt und die höchste Wahrscheinlichkeit dafür gebracht, daß der Stoßzahn des Elefanten dem zweiten Schneidezahn der anderen Säugetiere entspricht. Das Beispiel zeigt zugleich, daß unter der „Genese" der homologen Organe nicht nur die „individuelle Genese" verstanden wird; bei der Herrschaft deszendenztheoretischer Anschauungen ist es naheliegend, die homologen Organe aller Kategorien von gemeinsamen Stammorganen der Vorfahren herzuleiten.

In der Mehrzahl der Fälle hält man sich bei der Ableitung der Homologien in den Grenzen der einzelnen Typen, und das war gerade um die Mitte des vorigen Jahrhunderts ein Vorteil der neuen Methode gegenüber den oberflächlichen und sehr gewagten Annähe-

rungen zwischen verschiedenen Typen, die sich meist als „Analogien" erwiesen. Und doch gibt es wieder einige Homologien (so z. B. die Herleitung der Metamerie, der Leibeshöhle usw.), bei denen man bewußt über die Grenzen der einzelnen Typen hinausgeht.

Auf der anderen Seite gibt es eine Minderheit von Zoologen, die die Feststellung der Homologien für eine minderwertige Arbeit hält, weil sie nicht die Erforschung der Einheit in der Mannigfaltigkeit als die Hauptaufgabe der Morphologie betrachtet, sondern die Feststellung der Gesetze „des allgemeinen Sich-Entwickelns" (Driesch). Der hervorragendste von diesen Zoologen, Driesch, schrieb bereits 1899: „Wir — zahlreich sind wir eben nicht — haben nicht „eine" Methode der wissenschaftlichen Morphologie, sondern die wissenschaftlich-morphologische Methode." — Die Vertreter dieser Richtung weisen darauf hin, daß die auf „Vergleichung" gegründete Bildung allgemeiner Begriffe nicht in einer Merkmalsgeneralisation, sondern in einer Weglassung der unterscheidenden Merkmale der Einzeldinge bestehe. Während man also bei den Generalisationen der Mathematik, etwa bei den verschiedenen Einzelformen der Kegelschnitte, durch Einsetzung gewisser Werte aus der allgemeinen Formel die einzelnen gewinnen kann, so ist bei den zusammenfassenden Begriffen der Biologie der Inhalt um so ärmer, je weiter der Umfang.

Die ablehnende Haltung gegenüber der Deszendenztheorie ergibt sich für diese Richtung von selbst: wenn schon die Feststellung der Verwandtschaft der Tiere im System so gewagt erscheint, so ist es ganz unzulässig, von der Abstammung der Arten zu sprechen, so lange man nicht die Einsicht in die Notwendigkeit der Umbildungsprozesse gewonnen hat.

Da diese Schule der „Entwickelungsphysiologen" und „Entwickelungsmechaniker" bei ihrer Stellungnahme gegenüber der herrschenden Richtung sich auf logische Argumente stützt, so sucht sie den Gegensatz zwischen sich selbst und der herrschenden Richtung der Morphologie darin, daß letztere „vergleichend" arbeitet und stellt sich ihr als „experimentelle" Richtung entgegen. So windet sich ein Knäuel von Mißverständnissen um die heutige Morphologie: die einen identifizieren sie mit „vergleichender Anatomie" und meinen damit nur den technischen Gegensatz zur deskriptiven Anatomie des Menschen; die anderen verwerfen dieselbe Morphologie, weil sie sich quasi logisch als „bloß vergleichend" charakterisiere!

Wer sich in diesem Widerstreit der Meinungen ein selbständiges Urteil bilden will, der muß vor allem möglichst kritisch sein in der Verwendung der in Gebrauch befindlichen Begriffe, wie „vergleichende Anatomie", „Phylogenie" u. a. m. Diese Begriffe sind, wie auch manche andere, zu einer bestimmten Zeit entstanden und haben seitdem ihren Inhalt zum Teil stark geändert, so daß man damit nicht einheitliche Dinge bezeichnet. Nichts ist geeigneter, uns ein klares Urteil über die Frage zu verschaffen, als ein historischer Rückblick, in dem wir die Sache selbst und nicht die Namen sprechen lassen. Wir müssen uns klar zu machen versuchen, wie man sich das Wesen der Formenwissenschaft in verschiedenen Stadien der Entwickelung der Zoologie vorstellte und wie es zum gegenwärtigen Zustand gekommen ist.

Die ersten Jahrhunderte der zoologischen Wissenschaft nach dem Wiedererwachen der Wissenschaften in der Neuzeit kannten noch keine Differenzierung einzelner Gebiete im Bereiche der Gesamtwissenschaft, der Tierkunde. Es war die sogenannte „Periode der Zoographie", die Zeit der dickleibigen Sammelwerke, in denen wirkliche und fabelhafte Tiere nach ihrem Aussehen, ihren Gewohnheiten, ihrem Nutzen und Schaden geschildert wurden. Zu gleicher Zeit wurde aber auch schon die Zergliederung von Tieren ziemlich intensiv betrieben, doch fast ausschließlich im Interesse der Heilkunde. Im 17. Jahrhundert erscheint ein Werk, das die erste abgegliederte zoologische Disziplin repräsentiert, die Zootomia oder Theriotomia (Marco Aurelio Severino, Zootomia democritaea, 1645, die ausdrücklich neben die Androtomie gestellt wird. Es ist charakteristisch, daß der erste Versuch einer Isolierung einer „Disziplin" von dem technischen Moment als Kriterium ausgeht. Dort schneidet man die Tiere nicht (wie sollte man auch das Einhorn und den Phönix schneiden!), hier schneidet man sie.

Die Berechtigung dieser Art von intensiver, aber auch einseitiger Beschäftigung mit den Tieren wird durch den Nutzen derselben zu begründen gesucht. Die Zootomie sei nützlich für die Psychologie und Technik, für Ethik und Religion (die Laster und Leidenschaften des Menschen finden sich in ausgeprägter Form bei Tieren: die Tücke im Fuchs, der Zorn im Löwen, die Dummheit und Trägheit im Esel usw. Gottes Weisheit und Vorsehung gehe aus der Organisation der Tiere, besonders der kleineren: Bienen, Flöhe usw. hervor. Die Kiefer seien das Prototyp der Zange, das Infundibulum dasjenige des Trichters, die Eingeweide dasjenige der Kochkunst (!) usw.). Daß die Zootomie außerdem für die praktische Medizin, für die Verteidigung des Hippokrates und Galen, für die Beurteilung der Temramente, der Säfte usw. nützlich sei, das gibt ihr noch mehr Berechtigung, als besonderes „Fach" angesehen zu werden.

Das neue „Fach" Zootomie, für dessen Abgliederung ein technisches, nicht ein logisches Moment maßgebend war, ist logisch gesprochen eine Sammlung von Stoff, der für verschiedene von den oben namhaft gemachten Zweigen der Biologie verwertet werden kann. Die „Ergebnisse der Zootomie" lassen sich für die Systemkunde, für die Physiologie, für die Formenwissenschaft, für die Oekologie und für die Genetik verwerten. In jener Zeit, da sich die Systemkunde als ein logisch definierter Zweig eben von der „Naturgeschichte" abzugliedern begann (die Historiker lassen die Periode der Systematik mit Ray beginnen), um sehr bald unter Linné und Klein eine sehr einseitige Richtung einzunehmen; in einer Zeit, wo von Morphologie, Oekologie und Genetik als besonderen Problemen der Biologie noch keine Rede sein konnte, da mußte die Zootomie eine einseitig-physiologische Verwertung erhalten. Man suchte im Bau der Tiere Aufschluß über die Lebensvorgänge des Menschen. Die Zootomie war nicht ein Teil der Zoologie, der Naturgeschichte, wie man es vom heutigen Standpunkt aus leicht anzunehmen geneigt wäre. Und da damals unter Anatomie so viel wie „Anatomie des Menschen" verstanden wurde, so konnte sich für die neue Disziplin nicht etwa der Name „Anatomie der Tiere" eignen. Die fortwährende Bezugnahme auf den Menschen und seinen Bau ließ die Bezeichnung „vergleichende Anatomie" aufkommen.

Auch WILLIS, in dessen Schriften über die „Anatomie des Gehirnes“ und „über die Tierseele“ der Name „vergleichende Anatomie“ zum ersten Mal in dem seither üblich gewordenen Sinne gebraucht wird (in anderem Sinne soll ihn schon BACO gebraucht haben), hält „eine vielseitige und vergleichende Anatomie für unumgänglich nötig zur näheren Erkenntnis des Lebensprinzips“. Mehr als SEVERING (der die Helix unter den Vierfüßern beschreibt), soll WILLIS von der Einheit des Organisationsplanes in weiten Kreisen des Tierreichs geahnt haben. Aber auch ihm ist diese „vielseitige und vergleichende Anatomie“ nur „Helferin bei seinen anthropologisch-psychologischen Untersuchungen“.

Das 1685 erschienene „System der Anatomie“ von SAMUEL COLLINS bringt nach jedem Abschnitt der menschlichen Anatomie (z. B. über die Haut) eine Darstellung des betreffenden Organsystems anderer Lebewesen, z. B. der Haut der Fische, Schaltiere und Insekten, der Cuticula und Rinde der Pflanzen. Diese Anordnung ist zum Prototyp für zahlreiche Werke aus dem ganzen 18. und aus dem Anfang des 19. Jahrhunderts geworden, nur sind ziemlich bald die Pflanzen weggeblieben.

Typisch für diese Phase der Entwickelung ist BLUMENBACHS „Handbuch der vergleichenden Anatomie“, das erste deutsche Handbuch dieser Disziplin (1805). Es zerfällt in vier Teile: Osteologia comparata, Functiones naturales, Functiones animales und Functiones genitales. Der erste Teil behandelt das Gerippe der Säugetiere, Vögel, Amphibien und Fische. Der zweite Teil behandelt in zehn Kapiteln folgende Organe: Schlund und Magen, Darmkanal, Leber, Milz und Netz, Harnwege, äußere Bedeckungen, mancherlei besondere Sekretionen, Herz und Blutgefäße, absorbierende Gefäße, Respirationswerkzeuge, Stimmwerkzeuge. Von jedem Organ wird seine Beschaffenheit bei den Säugetieren, Vögeln, Amphibien, Fischen, Insekten und Würmern dargestellt. In ähnlicher Weise werden in den beiden letzten Teilen das Nervensystem, die Sinnesorgane und die Reproduktionsorgane behandelt. Es ist also der Aufzählung der Befunde das LINNÉsche System zugrunde gelegt. Die zweite Auflage 1815 zeigt fast keine Aenderung, nur sind die lateinischen Ueberschriften der vier Teile weggefallen, so daß nur die 27 Kapitelüberschriften die Gliederung des ganzen Werkes anzeigen.

Für die weitere Entwickelung war der Weg insofern vorgezeichnet, als sich mit dem Fortschritt der Wissenschaft eine innigere Wechselbeziehung zwischen Systemkunde und Zootomie herausbilden mußte. War doch für die Darstellung der Befunde der Zootomie in erster Linie die physiologische Klassifikation der Organe, in zweiter Linie das herrschende zoologische System maßgebend. Dieser Rahmen des Systems mußte sich mit der Vervollkommnung der zoologischen Klassifikation immer verbessern. Da aber die Vervollkommnung des Systems (im Gegensatz zu LINNÉ und KLEIN) auf der steigenden Berücksichtigung des inneren Baues beruhte, so stammte dieser Fortschritt des Systems von der Zootomie selbst her. War ein Zootom nicht bloß Anthropotom, so konnte er nicht in seinen Anforderungen an die Grundlagen des Tiersystems so gleichgültig sein, wie BLUMENBACH, für den noch 1815 LAMARCK und CUVIER mit ihren Bestrebungen auf dem Gebiete der Tiersystematik noch nicht existiert zu haben scheinen. Hatte also ein Zootom bestimmte Anschauungen

über die zweckmäßigere Art der Gruppierung der Tiere, so mußte er suchen, diese bessere Einsicht in der Anordnung des Stoffes in der „vergleichenden Anatomie“ zu verwerten und die Gruppierung der Klassen und Ordnungen eben auf diese „vergleichende Anatomie“ zu gründen. Den Gipfel dieser Bestrebungen sehen wir in der wissenschaftlichen Arbeit Cuviers.

Cuvier wird heute noch von vielen als der Begründer oder der Neubegründer der vergleichenden Anatomie bezeichnet. Vor 55 Jahren schrieb man Cuvier das Verdienst zu, die Zoologie mit der vergleichenden Anatomie vereinigt zu haben. „Will man mit einem Worte die Aufgabe bezeichnen, die er sich gestellt, so war es die Verschmelzung der Zoologie mit der vergleichenden Anatomie; das Heil beider Disziplinen sah er nur in der gegenseitigen Durchdringung derselben, und wenn er in einem Briefe an Pfaff schreibt: den Systemen spreche ich keineswegs ihren Nutzen ab, sie sind die Lexika der Naturgeschichte, aber wann wird man einmal die Sprache reden? — so suchte er sich in Besitz dieser Sprache zu setzen, indem er die Natur der Tiere aus dem Gesamthabitus studierte“ (O. Schmidt, Die Entwickelung der vergleichenden Anatomie, S. 109). — Ich glaube, daß in diesen Zeilen die Bedeutung der Cuvierschen Wirksamkeit nicht genau charakterisiert wird. Sie ist vielmehr so zu charakterisieren: Cuvier, der über ein ungeheures Tatsachenmaterial aus der Anatomie der lebenden und fossilen Tiere verfügte, suchte die Ergebnisse der Zootomie, die früher fast ausschließlich im Dienste der Physiologie verwertet zu werden pflegten, für die Vertiefung des Klassifikationsverfahrens zu verwerten. Davon kann sich jeder überzeugen, der die Einleitung zu seinem „Tierreich“ und zu seiner „vergleichenden Anatomie“ aufmerksam durchliest.

In den einleitenden Abschnitten des ersten Bandes der „vergleichenden Anatomie“ wird erklärt, daß „die Verschiedenheiten in den Organen von einer und derselben Art gerade den Gegenstand der vergleichenden Anatomie bilden“ (wozu der Uebersetzer des ersten Bandes, Froriep, bemerkt, das Feld der vergleichenden Anatomie sei doch zu beschränkt angegeben). In denselben einleitenden Kapiteln, die die physiologische Korrelationen der Organe behandeln, finden sich Erörterungen der Frage nach den Beziehungen zwischen Anatomie und Naturgeschichte in Sachen der Aufstellung eines natürlichen Systems. Die Anatomie gebe der Naturgeschichte sehr bald das von ihr erhaltene Licht zurück. Von der Einheit des Grundplanes in der Organisation großer Gruppen des Tierreichs finden sich nur schüchterne Andeutungen. Auf S. 483 des ersten Bandes (der deutschen Uebersetzung) wird von den Flügeln der Pinguine gesagt: „Sie sind so klein, daß sie nur da zu sein scheinen, um von den Regeln der Klassenähnlichkeit keine zu auffallende Ausnahme zu machen“ (!).

Selbst in der Aufstellung der vier Typen des Tierreichs kann man nicht die Loslösung der Morphologie, der Wissenschaft von der Gestaltung im Tierreich, als eines selbständigen Gesichtspunktes der Forschung erblicken. Auch Carus sagt in seiner „Geschichte der Zoologie“, S. 666: „Cuvier selbst gelangte zur Auffassung seiner vier Typen durch rein klassifikatorische Betrachtungen. Die Subordination der Charaktere, welche er überall durchzuführen suchte, ließ ihn zunächst erkennen, daß die Linnéschen Klassen ungleich-

wertig seien, daß z. B. die Mollusken in ihren verschiedenen Formen gleiche Modifikationen des Baues darbieten, wie die vier Wirbeltierklassen. Es war also in erster Linie ein methodisches Bedürfnis, welches ihn zur Gründung größerer gleichwertiger Abteilungen führte."

CUVIER hat das natürliche System durch die Anwendung der anatomischen Kriterien auf eine bis dahin nicht geahnte Höhe gebracht. In der Anatomie selbst ist aber, außer dem ungeheuren Zuwachs an neuen Tatsachen, alles beim alten geblieben. CUVIERS vergleichende Anatomie steht methodologisch auf dem gleichen Niveau wie diejenige BLUMENBACHS. CUVIER ist der große Reformator des Systems, aber der Neubegründer der vergleichenden Anatomie ist er nicht.

Es scheint, daß die Erfassung der Probleme der Gestaltung als selbständiger Objekte der Forschung von der Richtung ausgegangen ist, der CUVIER schroff ablehnend gegenüberstand, von der „Schule der Ideen", die ISIDORE GEOFFROY SAINTE-HILAIRE (in der Biographie seines Vaters) der CUVIERschen „Schule der Tatsachen" gegenüberstellt. Zwar wäre zumal für Deutschland hier GOETHE zu nennen, aber GOETHES diesbezügliche Schriften wurden erst später publiziert und seine Ansichten waren zu Anfang des Jahrhunderts nur wenigen bekannt. Mag also GOETHE auch diese oder jene Gedanken zuerst konzipiert haben, die Anregung zur Auffassung der Gestaltphänomene als selbständiger Objekte der Forschung, die Anerkennung dieser Forschungen als einer besonderen Disziplin, neben der Systematik, ging sicher nicht von dem isoliert grübelnden Dichter, sondern von dem Gründer der Schule der „philosophischen Anatomie", GEOFFROY SAINTE-HILAIRE aus, der über ein großes Material verfügte und eine Anzahl junger Forscher zu ähnlichen Untersuchungen anregte, wie er sie selbst zuerst durchgeführt hatte. Man denke an den Nachweis der Homologien der Anhänge der Insekten durch SAVIGNY und LATREILLE, derjenigen der Krebse durch MILNE-EDWARDS, Forschungen, die nicht nur ihrem Inhalte nach zum dauernden Besitze der Wissenschaft geworden, sondern auch dem Verfahren nach vorbildlich sind. Wenn wir also von vereinzelten Versuchen von GOETHE, VICQ D'AZYR und KIELMAIER absehen, so können wir sagen, daß an der Wende des 19. Jahrhunderts durch ETIENNR GEOFFROY SAINTE-HILAIRE die Erforschung der Erscheinungen der Form im Tierreiche als ein selbständiger, von allen anderen logisch unabhängiger Gesichtspunkt der Biologie erfaßt wurde.

Nach der Darstellung des Lebens und Wirkens von ETIENNE GEOFFROY durch seinen Sohn ISIDORE scheint es, daß wir in der wissenschaftlichen Arbeit jenes Mannes, den ich als den eigentlichen B e g r ü n d e r der M o r p h o l o g i e betrachte, eine der denkwürdigsten Erscheinungen in der Geschichte der Zoologie zu erblicken haben. Denn noch nie vorher ist eine mit glänzenden äußeren Mitteln ausgestattete jahrzehntelange Spezialarbeit eines Forschers so ganz in den Dienst einer Idee gestellt worden, wie bei GEOFFROY. Diese Idee war die „Einheit des Bauplanes" (Unité de Composition). Es ist von ISIDORE GEOFFROY hervorgehoben worden, wie alle Arbeiten seines Vaters, selbst diejenigen, die anscheinend zu der Grundidee in keiner näheren Beziehung stehen, sich einem gewissen einheitlichen Plan unterordnen. Seine embryologischen Forschungen, seine

grundlegenden teratologischen Arbeiten, die Untersuchung der fossilen Reptilien, die Betonung des Wertes der rudimentären Organe, alles das lieferte ihm Stoff für die Erfüllung der Aufgabe, die er als Einfügung der einzelnen Bausteine in das Gebäude wissenschaftlicher Schlußfolgerungen bezeichnete. „L'anatomie fut longtemps descriptive et particulière; rien ne l'arrêtera dans sa tendance pour devenir générale et philosophique.“

Es bedurfte eines neuen Namens, um diese Art der Forschung von der althergebrachten „vergleichenden Anatomie“ abzugrenzen. Geoffroy nannte sie „philosophische Anatomie“. Dieser Name war auch in Deutschland einige Zeit in Gebrauch, doch wurde er ziemlich bald durch den auf deutschem Boden entstandenen, von Goethe geprägten Namen „Morphologie“ verdrängt.

Heute ist es wohl vielen unbekannt, daß um die Mitte des Jahrhunderts selbst in Deutschland viele Forscher zwischen der „Morphologie“ (resp. „philosophischen Anatomie“) und jener alten „vergleichenden Anatomie“ wohl zu unterscheiden wußten[1]).

Schon damals war es für viele kein Geheimnis, daß mit der Aufstellung der Morphologie als einer besonderen Wissenschaft von den Gesetzmäßigkeiten der Gestalt jene älteren Darstellungen der „vergleichenden Anatomie“ von Collins bis Blumenbach, Cuvier und Meckel und bis zu den noch neueren von Wagner, Siebold und Stannius, daß sie alle mehr oder weniger physiologische Deutungen der Befunde der deskriptiven Anatomie der Tiere darstellten. Einige Autoren zeigten sich konsequent genug, um dieser Einsicht auch äußerlich Ausdruck zu verleihen. R. Wagner taufte sein 1834 erschienenes „Handbuch der vergleichenden Anatomie“ in der zweiten Auflage (1843) in „Lehrbuch der Zootomie“ um. Siebold und Stannius taten dasselbe mit ihrem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (in zweiter Auflage als Lehrbuch der Zootomie). Aber noch bevor sie ihre Namen änderten, suchten sich die neueren Lehr- und Handbücher der neu aufgetauchten Auffassung in der Weise anzupassen, daß sie den ganzen Stoff nicht mehr nach den Organen und Organsystemen, sondern nach den Klassen zunächst einteilten, und erst innerhalb der einzelnen Klasse die Hautbedeckung, das Muskelsystem, das Nervensystem, das Verdauungs-, Zirkulations-, Respirations-, Exkretions- und Reproduktionsystem durchgingen. Im Vorwort zu Siebolds „Wirbellosen Tieren“ 1848 finden wir diese Neuerung hervorgehoben. Damit ist anerkannt, daß der (rein physiologische) Vergleich der Haut des Menschen mit derjenigen der Koralle in einem Werke, das sich an die Morphologie anzulehnen sucht, keinen Erkenntniswert besitzt.

Es ist also Tatsache, daß zu einer bestimmten Zeit der Begriff der „vergleichenden Anatomie“ zu eng geworden ist, um die neu aufgetretenen Forschungsaufgaben zu umfassen. Es ging nicht an, die neue „Morphologie“ mit einem alten Wissensgebiet zu identifizieren, das wesentlich verschieden ausgesehen hatte, wenn es auch gewisse Elemente der Morphologie in sich enthielt, vor allem aber den Rohstoff für die Morphologie zu liefern hatte.

---

1) Carus schrieb 1853, in der vergleichenden Anatomie sei ja alles unverbunden nur nebeneinander gestellt, dagegen verdiene allein die philosophische Anatomie den Namen einer Wissenschaft (System der Morphologie, S. 26).

Was war aber die Aufgabe dieser Morphologie? Es läßt sich nachweisen, daß Geoffroy seiner philosophischen Anatomie nicht bloß die Aufgabe stellte, die Einheit in der Mannigfaltigkeit auszuspüren, sondern auch die andere, die Gesetze der Bildung der Gestalt unter der Einwirkung verschiedener Faktoren festzustellen. Es dürfte vielleicht weniger bekannt sein, daß er sogar versuchte, auf künstlichem Wege einen Vogel an der Ablage der Eier zu verhindern, um die Einflüsse dieser „Bebrütung im Innern des Eileiters" auf den Verlauf der Entwickelung zu studieren (vgl. Cuvier, Geschichte der Naturwissenschaften, Bd. 4, S. 43). Es muß aber bemerkt werden, daß die unvorsichtige Art der Anwendung der Anschauungen über formbildende Faktoren auf die Probleme der Entstehung ganzer Tierklassen in der Vergangenheit dieser Seite der Geoffroyschen Lehre sehr geschadet hat. Sachlich hat ja Geoffroy auch in dem Nachweis der Einheit in der Mannigfaltigkeit manches Mal geirrt. Es entspricht aber dem ganzen Stande der damaligen Wissenschaft, daß es auf diesem Gebiete den Forschern leichter war, die Unrichtigkeit der einzelnen Resultate nicht auf die ganze Methode zu beziehen, wie es Isidore Geoffroy ausführlich darlegt (S. 220 der zit. Biographie).

Auch in Deutschland gab es zunächst noch einige Forscher, die die Fragen nach den bewirkenden Faktoren der Gestaltbildung mit in den Kreis der Probleme aufnahmen. J. F. Meckel (der bei Cuvier gearbeitet und an der Uebersetzung von dessen Vorlesungen über vergleichende Anatomie regen Anteil genommen), hat sich doch in seinem eigenen „System der vergleichenden Anatomie" zu einem bedeutend höheren Standpunkte aufgeschwungen. Der erste Band dieses Werkes enthält eine Anzahl beachtenswerter Ansätze zu einer neuartigen „Morphologie", während in den übrigen Bänden die Darstellung auf dem Niveau der Cuvierschen vergleichenden Anatomie steht. In jenem ersten Bande sind unter dem Titel „Gesetz der Mannigfaltigkeit" und „Gesetz der Reduktion" Betrachtungen über die Ursachen der gestaltlichen Verschiedenheiten enthalten, die sich auf die Altersdifferenzen, Geschlechtsdifferenzen, periodische Formverschiedenheiten, Einwirkung äußerer Kräfte, wie Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Elektrizität, Einfluß der Bastardierung usw. beziehen.

Dies waren aber nur vereinzelte schwache Ansätze. Demgegenüber gab es zahlreiche Faktoren, die es bewirken mußten, daß der neue Wissenszweig „Morphologie" sich nur auf einen der beiden ihm zukommenden Wege konzentrierte, nämlich auf das Aufsuchen der gemeinsamen Züge im Bauplan, während die Forschung nach den realen Beziehungen der Gestaltung immer mehr in den Hintergrund gedrängt wurde. Ich kann hier nicht alle Faktoren aufzählen und auch die wenigen können nur kurz angedeutet werden. Da ist vor allem der Einfluß der Naturphilosophie, die das Aufsuchen der „Einheit im Bauplan" weit mehr begünstigte als die zu aktivem Eingreifen führende Verfolgung der realen Beziehungen der Gestalt. Daß gerade die begrifflichen Beziehungen in der naturphilosophischen Periode im Vordergrund des Interesses gestanden, daß sie sogar ins Extrem ausarteten, ist ja hinreichend bekannt. Sehr mächtig wirkte der andere Faktor, das immer stärkere Hervortreten der Embryologie, bei der ja die Gleichheit der äußeren Faktoren sozusagen eine stillschweigende Voraussetzung ist und die ganze Aufeinanderfolge der Formzustände weit mehr von den in der „Anlage" verkörperten

formalen, begrifflichen Beziehungen der Teile, als von den Bewirkungen aktueller Faktoren abzuhängen scheint. Einen wichtigen Einfluß hatte auch die konsequente Betonung des Unterschieds zwischen Homologie und Analogie, da das immer wieder den Geist des Forschers zwingen mußte, nebst dem Absehen von der Funktion sich ein Absehen von allen sonstigen realen Beziehungen anzugewöhnen und immer nur der ideellen „Verwandtschaft" der Anlagen seine Aufmerksamkeit zuzuwenden. Indem man den Fehler der einseitig physiologisch orientierten alten „vergleichenden Anatomie" immer deutlicher einsehen mußte, suchte man sich immer schärfer von der Physiologie loszusagen, damit aber auch zugleich von den realen Beziehungen, deren typische Vertreterin die Physiologie immer gewesen ist und immer bleiben wird. Ein Beispiel zeigt uns das sehr deutlich. Noch 1859 behandelte GEGENBAUR die Bruttaschen und Milchdrüsen der Säugetiere im Kapitel „Fortpflanzungsorgane" als Hilfsorgane, die dem Schutz und der Ernährung der Brut gewidmet sind. Aber schon 1870 in der zweiten Auflage desselben Werkes stehen diese Organe im Kapitel „Integument", als „Epidermoidalgebilde". GEGENBAUR scheint das für so wichtig zu halten, daß er es sogar in seiner Autobiographie unter den von ihm bewirkten Fortschritten in der Behandlung der Wissenschaft anführt (Erlebtes und Erstrebtes, S. 102). „Das die Mammarorgane mit den Geschlechtsorganen behandelt werden, entspricht nur der Physiologie, keineswegs der Anatomie, welche sie mit dem Integumente, als Produkte desselben, kennen lehrt."

Diese letzte Phase in der Entwickelung der Ansichten über Begriff und Aufgabe der Wissenschaft von den Gestalten im Tierreich könnte man in einem Satze zusammenfassen: Die Wissenschaft von der Gestalt emanzipierte sich von der Systemkunde, von der Physiologie und von der angewandten Zoologie; diese Emanzipation wurde aber um den Preis der Einschränkung ihrer Machtsphäre erkauft, indem mit der Lostrennung von der Physiologie auch ein Verzichten auf die Erforschung realer Zusammenhänge sich verbunden hat.

In einer Zeit, die auf die logischen Grundlagen ihres Wissenschaftsbetriebes bedacht war, sollte aber eine derartige Einschränkung der Interessensphäre auf eine logische Basis gestellt werden. Dies fand sich erstens in der scharfen Abgrenzung der Morphologie von der Physiologie im HAECKELschen System der Biologie aus dem Jahre 1866 und zweitens in der Gegenüberstellung der „vergleichenden" und „experimentellen" Methode, die von nun an als die methodologischen Antipoden ebenso galten, wie die Morphologie und Physiologie die sachlichen Antipoden darzustellen schienen.

Diese Entwickelung vollzog sich allmählich. Es ist interessant, die erste Auflage von GEGENBAURS „Grundzügen der „vergleichenden Anatomie" aus dem Jahre 1859 mit der zweiten Auflage aus dem Jahre 1870 zu vergleichen. In der ersten Auflage wird nur auf den Unterschied der synthetischen „vergleichenden" Anatomie von der analytischen „Zootomie" hingewiesen. In der zweiten wird schon die Morphologie mit der vergleichenden Anatomie fast völlig identifiziert. So heißt es auf der dritten Seite: „Die Erforschung der materiellen Substrate jener Leistungen, also der Formerscheinungen des Körpers und seiner Teile, sowie die Erklärung derselben bildet die

Aufgabe der Morphologie", und auf S. 6 wird genau dieselbe Aufgabe der vergleichenden Anatomie zugeschrieben: „Die Aufgabe der vergleichenden Anatomie liegt in der Erklärung der Formerscheinung der Organisation des Tierleibes." Dabei wird aber gleich hinzugefügt: „Die Methode, die zur Lösung dieser Aufgabe dient, ist die Vergleichung." Worin das Wesen des „Vergleichens" als besonderer Methode liegt, das kann der Leser doch nicht herausfinden, denn auf S. 5 liest man, daß häufig „Darstellungen, die auf nichts weniger als auf vergleichenden Operationen beruhen, für Vergleichungen ausgegeben werden. Wenn ein Organ in seinem anatomischen Verhalten beschrieben und vielleicht mit einem seiner Funktion entsprechenden Namen belegt wird, so ist damit noch keine Vergleichung ausgeführt, selbst wenn die Untersuchung über größere Reihen von Tieren sich erstrecken sollte. Denn in dem bloßen Nebeneinanderstellen liegt noch keine Vergleichung; es ist nur die Prätension einer solchen: die Vergleichung will vielmehr erst durch die Erwägung aller morphologischen Instanzen begründet sein." — Ich glaube nicht, daß in diesen Worten eine klare Definition enthalten ist. Wenn die Morphologie der „vergleichenden Anatomie" gleichgesetzt wird, wenn die Aufgabe die Erklärung der Formerscheinung und die Methode die Vergleichung ist, so ist die Definition der „Vergleichung" durch die morphologischen Instanzen unzulässig. Denn wenn einer wissen will, was diese morphologischen Instanzen denn eigentlich seien, so muß er wieder von vorne anfangen und gelangt dann wieder zu den morphologischen Instanzen und so weiter ad infinitum ..... Gegenbaur scheint J. V. Carus' wohlgemeinten Rat vergessen zu haben, „mit dem Ausdrucke der ‚Methode der Vergleichung' so sparsam wie möglich zu verfahren" (Carus, System der tierischen Morphologie, 1853, S. 31).

Gegenbaur suchte offenbar diese Forschung nach der Einheit in der Mannigfaltigkeit, diese Herleitung und Begründung der Homologien von der bloßen Schilderung der anatomischen Verhältnisse der Tiere abzugrenzen. Er suchte das in Begriffe zu fassen, was im Bewußtsein aller heutigen Zoologen enthalten ist, wenn sie die „vergleichende Anatomie" von der „deskriptiven" sondern. Statt aber die Logik des Forschungsverfahrens hervorzuheben, hielt er sich an die technischen Merkmale, und alle seine Definitionen des Wissenszweiges bestehen nur aus Deklinationen der „Vergleichung" und aus Konjugationen des „Vergleichens". Es fehlte ihm aber an einem methodologischen Antipoden dieses „Vergleichens". Hier zeigt es sich deutlich, daß wir einen Begriff nicht durch ihn selbst, sondern durch seinen Gegenbegriff kennen lernen. Und Gegenbaur suchte nach einem solchen Gegenbegriff. Er fand ihn sechs Jahre später. In seinem einleitenden Artikel zum ersten Bande des „Morphologischen Jahrbuchs" (Die Stellung und Bedeutung der Morphologie) versuchte Gegenbaur noch eine neue Charakteristik der „vergleichenden Anatomie" (die er mit Morphologie identifizierte). Er schrieb da unter anderem, das Vergleichen als synthetischer Prozeß der Zusammenfassung der Resultate kritischer Behandlung sei nicht dieser Disziplin ausschließlich eigen, denn alle unsere Urteile gründen sich mehr oder weniger auf Vergleichen. Das Eigentümliche sei aber, daß hier das Vergleichen zur Methode ausgebildet sei, die einen Ersatz für das Experiment biete.

8. Nachweis, daß die vergleichende und die experimentelle Morphologie keine methodologischen Antipöden sind.

Dies führt uns auf den modernen Stand der Frage nach der methodologischen Charakteristik der vergleichenden Anatomie. Manche glauben wohl heute, daß die vergleichende Anatomie schon deswegen auch in logischer Beziehung das Prädikat einer besonderen selbständigen Disziplin verdiene, weil sie in methodologischer Hinsicht durch ihren Gegensatz zur experimentellen Morphologie hinreichend charakterisiert sei. Sollte das richtig sein, so müßte gezeigt werden können, daß die Antithese „vergleichend und experimentell“ sich logisch begründen läßt und eine sichere Grundlage für die Unterscheidung und Gegenüberstellung biologischer Disziplinen abgibt. Es läßt sich aber genau das Gegenteil beweisen.

Bevor ich aber darauf eingehe, will ich noch bemerken, daß die Unzulänglichkeit dieser Antithese schon aus der geschilderten Entwickelung des Begriffes der vergleichenden Anatomie erhellt, denn in einer derartigen Antithese müssen, wenn sie logisch zuverlässig sein soll, beide Hälften g l e i c h z e i t i g konzipiert und definiert werden, das ist wohl eine elementare Forderung aller Systembildung. Es müßte schon ein Wunder mitspielen, wenn der im 17. Jahrhundert auf nichts weniger als korrekte logische Ueberlegungen hin begründeten „vergleichenden Anatomie“ 200 Jahre später in Gestalt der „experimentellen Morphologie“ ein logischer Antipode erwachsen wäre, der sich selbst und seinen Partner so eindeutig bestimmt, daß eine Nachprüfung gar nicht nötig wäre. Ich glaube nicht an solche Wunder und bin fest überzeugt, daß die Gegenüberstellung der vergleichenden und experimentellen Methode in der Biologie auf einem Mißverständnis beruht.

Es braucht kaum ausführlich dargelegt zu werden, daß man bei Versuchen, einzelne Wissensgebiete in ihren wesentlichen Merkmalen zu charakterisieren, immer logische Kriterien verlangt. Logisch ist aber zunächst das „Vergleichen“ eine so elementare Funktion des forschenden Geistes, daß sie in j e d e r Untersuchung notwendig zur Anwendung gelangt, also a u c h i n d e r e x p e r i m e n t e l l e n. Es kann ferner aus der neueren Literatur dargetan werden, daß die Gegenüberstellung von vergleichender und experimenteller Biologie gar nicht allgemein anerkannt ist, denn ebenso häufig finden wir diese beiden quasi-methodologischen Antipoden als „beschreibend und experimentell“, oder auch als „rein-historisch und experimentell“ bezeichnet. Ich kann hier keine Zitate anführen, aber jeder wird sie leicht zusammensuchen, wenn er einmal darauf aufmerksam gemacht wurde und meine Behauptung nachprüfen will. Ich behaupte also, daß in den zumeist unsystematischen und schüchternen, nur sozusagen in Nebensätzen enthaltenen Versuchen methodologischer Charakterisierung einzelner Forschungsgebiete der Biologie eigentlich eine experimentelle und eine nicht-experimentelle Biologie unterschieden wird. Mit der zweiten Hälfte ist also logisch nichts anzufangen. Aber auch die erste Hälfte ist nichts weniger als eindeutig definiert. Das Experiment bedeutet das eine Mal ein Hantieren mit den Objekten, das andere Mal bekommt es die Charakteristik der kausalen Forschung. Auf das Technische können wir uns natürlich nicht einlassen. Wenn man Tiere von frühester Jugend isoliert, um über

die Elternschaft bei den nachherigen Zeugungsprozessen sicher zu sein, so ändert das ja absolut nichts an der logischen Natur der Probleme und der Schlußfolgerungen, die sich an die Untersuchung knüpfen. Wenn man zum Zwecke der Erforschung des Zusammenhangs der primären und sekundären Sexualcharaktere die Tiere selbst kastriert oder die Fälle der parasitären Kastration dazu verwertet, der Unterschied ist ein technischer und ein gradueller, insofern der Grad der Sicherheit der festgestellten Beziehung in Betracht kommt; die Art der aufzudeckenden Beziehung ist logisch in beiden Fällen absolut identisch. (Smith, Rhizocephala, 1906, zitiert bei Przibram, Physiologie der Formbildung, in H. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie.) Es gibt sehr zahlreiche experimentelle Forschungsreihen, selbst raffinierte Eingriffe in die Entwickelung, zu denen man Parallelen aus der freien Natur anführen kann, um zu zeigen, daß die technisch so differenten Dinge logisch gleich sind. „Bei plötzlicher Verdünnung der Aufenthaltsflüssigkeit nach vorhergegangenem Aufenthalte in dichterem Medium zerfallen oft gefurchte Fischeier in die beiden ersten Blastomeren, deren jede sich dann zu einem vollkommenen aber verkleinerten Embryo entwickelt.“ „In der Natur findet dies bei Neunaugen gegen das Ende der Brutzeit statt, wenn die stark eingedickten Inhalte der Geschlechtswege plötzlich in das Flußwasser gelangen. Künstlich kann dieses Verhältnis durch vorübergehenden Aufenthalt der Eier in Salz- oder Zuckerlösungen vom osmotischen Drucke einer 1-proz. Kochsalzlösung nachgeahmt werden.“ (Przibram, Physiologie der Formbildung, nach Bataillon.)

Es ließen sich zahlreiche Belege dafür beibringen, daß nicht alle kausale Forschung experimentell ist und daß nicht alles, was als experimentell bezeichnet wird, auf kausale Erkenntnis gerichtet ist. Es fehlt hier der Raum für solche ausführliche Belege, sie sind aber von mir an einem anderen Orte beigebracht worden. Wer aber aus der geschilderten Entwickelung des Begriffes der vergleichenden Anatomie noch nicht eingesehen hat, daß mit der Bezeichnung „vergleichende“ keine logische Charakteristik der Methode gemeint ist und daß vergleichend und experimentell keine logischen Antipoden sind, dem gebe ich noch folgendes zu bedenken. Wir erleben heute ein analoges Stück aus der Entwickelung dieser Begriffe auf dem Gebiete der Physiologie. Wie vor 200 Jahren für viele „Anatomie“ mit „Anatomie des Menschen“ identisch war, so ist es oder war es bis vor kurzem mit der Physiologie. Als nun vor etwa drei Jahrzehnten eingehendere chemisch-physiologische und ernährungsphysiologische Untersuchungen über verschiedene Tiere in größerer Anzahl zu erscheinen begannen, da nannten sie sich meistens „vergleichend-physiologische Untersuchungen“. Und gerade gegenwärtig erscheint ein umfangreiches Sammelwerk unter dem Titel „Handbuch der vergleichenden Physiologie“, in welchem aber selbstverständlich fast ausschließlich Ergebnisse experimenteller Forschung niedergelegt sind. Hier bezieht sich das „vergleichend“ nur darauf, daß mehrere Arten erforscht wurden[1]). Eine Gefahr der Verwechslung liegt hier nicht vor, weil alle wissen, daß die Physiologie experimentell betrieben werden muß. Wo aber die Neigung besteht,

---

1) Das erinnert uns an die „vielseitige und vergleichende Anatomie“ bei Willis.

das Wort „vergleichend“ im Sinne einer spezifischen Methode aufzufassen und daraus einen methodologischen Gegensatz zu konstruieren, da muß mit allem Nachdruck darauf hingewiesen werden, daß die Entstehung der Bezeichnung „vergleichende Anatomie“ genau dieselbe war, wie in dem zuletzt zitierten Falle und daß auch in der nachfolgenden Zeit eine korrekte logische Definition dieses Begriffes nie gegeben worden ist. Man verließ sich immer darauf, daß jedermann weiß, was es mit dem „Vergleichen“ auf sich habe. Es kommt aber einmal eine Zeit, wo man mit diesen populären Bezeichungen nicht mehr arbeiten kann, weil sie nicht ausreichen, um für neu auftauchende Probleme den adäquaten Ausdruck zu liefern. So ist in neuerer Zeit infolge der starken Entwickelung der experimentellen Forschung ein scheinbarer Gegensatz zwischen der neuen und alten Forschungsmethode konstruiert worden, der in seiner Schärfe stark übertrieben werden konnte, weil es an adäquaten Ausdrucksmitteln fehlte. Es ist bezeichnend, daß selbst Driesch, der diesen Gegensatz in denkbar schärfster Form proklamiert hat, nicht eingesehen hat, daß er sich dabei populärer, logisch nicht exakt definierter Ausdrücke bedient.

Vom Standpunkte der hier durchgeführten Unterscheidung der Forschung nach begrifflichen und der Forschung nach realen Beziehungen läßt sich zeigen, daß jede Untersuchung der Formerscheinung im Organismenreiche schon meist diese beiden Komponenten in sich enthält. Wenn man verschiedene Formgebilde untereinander vergleicht, so tut man das zunächst vielleicht, um ihre Zurückführbarkeit auf eine gemeinsame Grundform, also doch auf einen Begriff oder Merkmalskomplex zu prüfen. Ist eine solche Zurückführung gelungen oder nicht, es bleibt doch noch die andere Aufgabe, die Feststellung der realen Beziehung zwischen den besonderen Formeigenschaften des einzelnen Gebildes und den Erscheinungen der Umwelt, diese im weitesten Sinne des Wortes genommen. Kommt das Experiment als Hilfsmittel dazu, so gelingt es, in diese realen Beziehungen tiefer einzudringen, insofern es sich um Faktoren handelt, die sich isolieren und variieren lassen. Daß nicht alle Faktoren eine solche Variation und Isolation zulassen, indem die idiographische, historische Komponente nicht mehr nach Belieben aus- und eingeschaltet werden kann, ist oben bereits angedeutet und soll weiter unten in einem anderen Zusammenhange noch erörtert werden.

Als ich vor zwei Jahren ausführliche Erörterungen über die Unzulänglichkeit der Einteilung der Biologie in vergleichende und experimentelle veröffentlichte, konnte ich mich auf keine literarischen Quellen berufen, es war mir nicht bekannt, daß in einem Werk, welches nach R. Burckhardt „zu den besten biologisch-systematischen Versuchen des Jahrhunderts gehört“, ein ähnlicher Standpunkt vertreten wird, freilich nur in aphoristischer Form. Ich meine J. V. Carus' System der tierischen Morphologie aus dem Jahre 1853, das mir erst jetzt zugänglich geworden ist. Auf S. 11/12 steht da zu lesen: „Man spricht, und besonders in den Naturwissenschaften, von einer Methode der Beobachtung, der experimentellen Methode usw. Insofern damit nur der Weg bezeichnet werden soll, auf dem man unabhängig von anderen Tatsachen neue finden kann, wäre dagegen nichts einzuwenden. Werden dieselben aber mit metho-

dischen Formen der Forschung koordiniert, wie mit der Methode der Induktion, der Vergleichung usw., will man ihnen also eine logisch formale Bedeutung geben, so ist dies ein grober Verstoß gegen die Logik. So läßt z. B. Aug. Comte der Physik und Chemie nur die Methoden der Beobachtung und des Experiments, während die Biologie noch die vergleichende Methode besitzen soll. Es kann jedoch weder eine Beobachtung noch ein Experiment ohne Anwendung einer heuristischen Methode des Denkens für die Wissenschaft verwertet werden, wie ja kein Experiment überhaupt ohne eine solche angestellt wird (oder werden sollte)" usw. Und weiter: „Das wichtigste bei jedem Experiment ist daher die Frage, um derenwillen wir erst zum Versuche schreiten; der Weg, den wir zur Erlangung von Antworten einschlagen, hat mit der Philosophie der Wissenschaft nichts zu tun, sondern richtet sich ganz nach dem praktischen Wesen des Objekts derselben. Beobachtung und Experiment sind daher in diesem Sinne keine Methoden."

Ich könnte in diesem Zusammenhang noch anführen, daß mehrere Autoren gelegentlich Aeußerungen getan haben, aus denen hervorgeht, daß auch sie die Gegenüberstellung einer experimentellen und einer vergleichenden Morphologie resp. Embryologie dem heutigen Stande der wissenschaftlichen Forschung nicht anzupassen vermögen. So schreibt F. Schulz in seinem neuen Buche „Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie": „Wir nehmen also eine Zwischenstellung zwischen der experimentellen Embryologie und der beschreibenden ein, der Methode nach, weil wir wohl auf Experimenten unsere Schlüsse bauen, aber andererseits diese Experimente nicht selbst machen, sondern die von der Natur gemachten beobachten. Wir erheben die Beobachtung zum Experiment nach der von Cuvier geäußerten Idee (auf die auch Maas hinweist), daß man durch geeignete Beobachtung die beschreibende Wissenschaft zur experimentellen erheben könnte." — Und O. Maas schreibt neuerdings (in: Die Abstammungslehre, 12 gemeinverständliche Vorträge, Jena, G. Fischer, 1911, S. 289): „Dadurch ergeben sich für die experimentelle wie für die vergleichende Entwickelungsgeschichte trotz aller sonstigen Verschiedenheiten doch wieder gewisse gemeinsame Bahnstrecken. Die einen Forscher gestehen zu, daß der Entwickelungsgang ein um seiner selbst willen, nicht bloß für die phyletische Auslegung zu studierendes Problem darstellt, und die anderen, daß man von beiden Seiten her, nicht nur durch das Experiment, sondern auch durch den Vergleich nahverwandter Formen, ursächliche Aufschlüsse über den Entwickelungsgang erhalten kann." — In diesen Sätzen, und ich könnte solcher aus verschiedenen modernen Werken noch mehr zitieren, sieht man, wie das logische Bedürfnis der Autoren, das dem engen Kleide des herrschenden Schematismus in der Klassifikation der Biologie entwachsen ist, nach einem Ausdruck ringt, um den aktuellen Problemen gerecht zu werden. Für mich ist dies nur eine weitere Bestätigung für die Richtigkeit der Schlußfolgerung, daß die Einteilung der Biologie (sowie ihrer Teile, der Morphologie, der Embryologie) in vergleichende und experimentelle (anders genannt beschreibende und experimentelle), die eigentlich nie logisch begründet wurde, heute weniger als je eine Existenzberechtigung hat. Bei dem gegenwärtigen Stande der biologischen Forschung erscheint mir die Einteilung in Biotaxie und Biophysik,

je nachdem es sich um die Erforschung begrifflicher oder realer Beziehungen handelt, als die einzig annehmbare und logisch einwandsfreie Einteilung.

Die lange Beibehaltung dieser unrichtigen Einteilung der Biologie in experimentelle und vergleichende wäre nicht imstande, so viel Unklarheiten zu verursachen, wenn sie sich nicht mit einer anderen ebenfalls falschen Einteilung verbunden hätte, nämlich mit der Einteilung der Biologie in Morphologie und Physiologie. Da diese letztere Einteilung nie eine logisch einwandsfreie Begründung erfahren hat, so war auch insofern die Möglichkeit zu einer falschen Auslegung gegeben, als einige Autoren diese Einteilung für eine auf den Unterschied in der Methode begründete hielten, andere — für eine auf der Differenz der materiellen Natur der Probleme beruhende. Aus der gegenseitigen Durchdringung dieser beiden Einteilungsweisen ergab sich wie von selbst, daß die Morphologie, deren Aufgabe schon 1870 von Gegenbaur in der „Erforschung und Erklärung der Formerscheinungen des Körpers und seiner Teile" erblickt wurde, der „vergleichenden" Methode zugeordnet werden muß, während die Physiologie sich selbstverständlich der experimentellen Methode zu bedienen habe. (Vgl. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 1870, S. 1 u. 6.) Für uns ist es klar, daß es nicht den Schatten eines Grundes dafür gibt, daß die „Erklärung der Formerscheinung" sich auf die „vergleichende" Methode zu beschränken brauchte. Trotz der Ungereimtheit einer solchen Zuordnung hat sich im Laufe der Jahrzehnte die Meinung erhalten, es gebe eine „echt-morphologische Methode". Noch in allerneuester Zeit kann man bei den Autoren eine solche Gegenüberstellung „echt-morphologischer" und „experimenteller" Forschung finden (so z. B. in E. Godlewsky jun., „Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwickelungsmechanik betrachtet", 1909, Heft IX der Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen, auf S. 115, 114 u. a.). Rein sprachlich betrachtet entbehrt sie nicht einer gewissen Komik, diese Gegenüberstellung rein-morphologischer und experimenteller Forschung in einer Zeit, die auf die Leistungen der „experimentellen Morphologie" und auf das Erwachen der „vergleichenden Physiologie" stolz ist. Man wird vielleicht einwenden, das seien ja nur Namen. Aber die Namen sind eben Zeichen für Begriffe und die Grammatik steht zur Logik in demselben Verhältnis wie das Sprechen zum Denken. Haben wir denn ein anderes Mittel, uns über Begriffe zu verständigen, als indem wir Namen, Worte gebrauchen?

Wir können das Gesamtergebnis der bisherigen Betrachtungen in folgender Weise zusammenfassen: Nachdem wir die Unrichtigkeit der kursierenden Ansicht von der Einteilung der Biologie in vergleichende und experimentelle auf der einen Seite, in Morphologie und Physiologie auf der anderen Seite eingesehen haben und an Stelle dieser veralteten Einteilungen die neue berichtigte gesetzt haben, wonach zwei formale Gesichtspunkte (begriffliche und reale Beziehungen) und sieben materielle Gesichtspunkte (Klassifikation, Form, Lebensvorgänge, Anpassungen, räumliche Verteilung, zeitliches Auftreten und Entwickelung) der Einteilung der gesamten Wissenschaft Biologie zugrunde gelegt werden, können wir nicht umhin zu erklären: in dem in neuester Zeit so akut gewordenen Streit

über den Wert der experimentellen und vergleichenden Methode für die Morphologie handelt es sich um eine von Anfang an falsche Fragestellung. Nicht ob man vergleicht oder experimentiert ist die Frage, sondern ob man sich dessen klar bewußt ist, daß die Wissenschaft von den Formerscheinungen in der Tierwelt es mit zwei formal verschiedenen Gruppen von Problemen zu tun hat: der Aufdeckung der Einheit in der Mannigfaltigkeit der Gestalten und der Feststellung der realen Beziehungen dieser Gestaltsphänomene zu den Bedingungen der Umwelt (im weitesten Sinne des Wortes). Beide Arten der Forschung in der Morphologie sind logisch koordiniert, keine ist der anderen untergeordnet und keine ist in ihrem Werte über die andere zu stellen. Verschiedene Umstände bedingten es, daß die eine von ihnen lange im Vordergrunde des Interesses gestanden hat oder noch steht. Nicht eine Vertiefung der Kluft zwischen beiden entspricht dem Bedürfnis und dem Interesse der heutigen Wissenschaft, sondern eine gegenseitige Annäherung. Wenn aber heute im Betriebe des Hochschulunterrichts die eine von ihnen noch eine dominierende Stellung einnimmt, so ist dies nur durch technische und historische Momente bedingt[1]). Wir dürfen hoffen, daß die Zukunft eine gleichmäßigere Berücksichtigung beider Teile der Morphologie nicht nur in der Forschung, sondern auch in der Lehre bringen wird.

9. Die Beziehung der Morphologie zu den Problemen der Entwickelungslehre. HAECKELs biogenetisches Grundgesetz und das ontogenetische Kausalgesetz von O. HERTWIG.

In den Kontroversen über die Morphologie, ihr Wesen und ihre Methoden nehmen bekanntlich die Fragen nach der Beziehung der Morphologie zur Entwickelungslehre (Deszendenztheorie), speziell nach der Bedeutung des biogenetischen Grundgesetzes einen breiten Raum ein. Eine methodologische Einleitung in die Morphologie darf daher auch diese Fragen nicht mit Stillschweigen übergehen.

Zu einem richtigen Verständnis des Verhältnisses der Morphologie zur Entwickelungslehre gehört vor allem eine Klarstellung der logischen Beziehung. Es muß eingesehen werden, daß die Entwickelungslehre (oder Genetik) ein selbständiger, den anderen sechs

1) Was die Benennung der Lehrstühle anbetrifft, so sei hier eine kleine Statistik mitgeteilt (zusammengestellt nach der „Minerva“ und den „Hochschulnachrichten“). Von 28 Universitäten Deutschlands, Oesterreichs und der deutschen Schweiz weisen 13 einen Lehrstuhl für „Zoologie und vergleichende Anatomie“, 15 nur einen solchen für „Zoologie“ auf. Natürlich wird auch an diesen 15 „vergleichende Anatomie“ als Kolleg gelesen, es ist aber hier wie dort meist eine „vergleichende Anatomie der Wirbeltiere“. An 4 von diesen 15 ist das Institut noch als solches für „Zoologie und Zootomie“ oder für „Zoologie und vergleichende Anatomie“ bezeichnet. Ich erinnere bei dieser Gelegenheit daran, daß HAECKEL noch 1879 diejenigen seiner Kollegen als rückständig zitierte, die sich „Professoren der Zoologie und Zootomie“ nannten. Als ob man Zoologie treiben könnte, ohne die Tiere zu schneiden! Mit dem „Vergleichen“ steht es ähnlich: will man damit eine spezifische Methode im logischen Sinne bezeichnen, so ist eine solche Bezeichnung nicht stichhaltig. Will man damit nur eine technische Charakteristik geben, so ist sie überflüssig, denn jede Wissenschaft muß vergleichen, und die Wissenschaft von den Tieren kann das Vergleichen ebenso wenig entbehren wie das Schneiden. In Frankreich, Italien und Rußland gibt es noch ziemlich viele Professuren für „vergleichende Anatomie und Physiologie“. Es ließen sich auf dem Wege der Statistik im heutigen Hochschulbetrieb verschiedene Gebilde nachweisen, die ebenso verschiedene Etappen in der Entwickelung des heutigen Begriffes der Zoologie repräsentieren.

koordinierter, nicht einem von ihnen untergeordneter Zweig der biologischen Forschung ist. In dem System von Haeckel, das auch heute noch die meisten Anhänger zählt, bildet die „Phylogenie“ einen Teil der Morphologie. Hiergegen ist einzuwenden, daß erstens der Ausdruck „Phylogenie“ selbst vom Momente seiner Einführung an in die Wissenschaft an einer angeborenen Schwäche leidet, indem er durchaus nicht eindeutig ist. Bald bedeutet Phylogenie die gesamte Grundanschauung der modernen Entwickelungslehre, bald nur die Lehre von den Stammbäumen (also bloß einen Teil jener Gesamtansicht), bald wird sie einfach der Paläontologie gleichgesetzt. Auch Gegenbaur schrieb 1870 bei der Erörterung der Paläontologie in Klammern: Phylogenie Hkl., Paläontologie ist aber, wie wir oben gezeigt haben, ein technisch abgegrenzter, nicht logisch definierter Zweig der Biologie, der die mehr oder weniger allseitige Erforschung der fossil vorkommenden Lebewesen sich zur Aufgabe stellt und der weder historisch noch logisch in einer unbedingten Abhängigkeit von der Anerkennung der Entwickelungslehre auftritt. Dann ist zur Sache selbst zu bemerken, daß eine solche Unterordnung der Entwickelungslehre unter die Morphologie nur für denjenigen anscheinend unausweichlich ist, der den Grundsatz angenommen hat, daß die gesamte Biologie unbedingt in zwei Teile, Morphologie und Physiologie, eingeteilt werden muß. Aber selbst wenn das richtig wäre, ist die weitere Aussetzung zu machen, daß uns beim Studium der Entwickelung der Lebewesen nicht bloß die Erscheinungen der Gestalt, sondern auch diejenigen der Lebensprozesse, Anpassungen, Verbreitung im Raume usw. interessieren. Ich kann daher den Versuch eines neueren Autors das Haeckelsche System in einer nur wenig modifizierten Form wieder aufzunehmen nicht für zweckmäßig halten. (Vgl. R. Hesse, Biologische Wissenschaften in „Handwörterbuch der Naturwissenschaften“, Bd. 1.) Da erscheint wieder die Morphologie wie bei Haeckel in zwei Teile geteilt, nur heißen sie nicht Anatomie und Morphogenie, sondern analytische und synthetische Morphologie. Erstere ist die reine „Anatomie“ (mit der Chemie zusammen), letztere ist die Ontogenie und die vergleichende Anatomie, die „zu Klassifikation und Phylogenie oder Stammesgeschichte führt“. Nach dieser Ansicht wäre also die Stammesgeschichte ein Nebenresultat der Betrachtung der Gestalten. Nach unserem oben entworfenen System ist die Genetik eine der sieben Hauptfragen und die Lösung der Probleme der Genetik würde die Verwertung alles dessen erfordern, was bei der Erforschung der Tiere unter den sechs übrigen materiellen Gesichtspunkten erzielt worden ist. Unter diesen Umständen hat es erst einen Sinn zu fragen, welche Stellung die Morphologie der Genetik gegenüber sachlich annimmt, d. h. in welchen Fällen und in welcher Form wir die morphologischen Erfahrungen zur Lösung genetischer Probleme heranziehen.

Die weitere Gliederung des Gesamtgebietes der Genetik ergibt sich, wie oben bereits kurz angedeutet wurde, aus folgender Betrachtung. Wir müssen in erster Linie die Grundfrage, ob sich die spezifischen Formen der Lebewesen selbständig oder aus anderen spezifischen Formen entwickelt haben, zu beantworten suchen. Haben wir dies im Sinne der modernen Entwickelungslehre getan, so erhebt sich die Frage nach den Stammlinien oder Stammbäumen. Welche Formen sind aus welchen hervorgegangen, oder, für bestimmte Einzel-

fälle, aus welchen Formen hat sich diese gegebene Formenreihe entwickelt? Neben dieser Frage besteht aber noch eine weitere, nach den Faktoren oder Ursachen der Entwickelung. So selbstverständlich es auf den ersten Blick erscheinen mag, es ist doch nicht überflüssig hier zu betonen, daß die Reihenfolge der Fragen auf dem Gebiete der Genetik diese und keine andere ist und sein kann. Nur wer von der Richtigkeit der Grundanschauung überzeugt ist, daß die Arten sich entwickelt haben, kann zur Untersuchung der anderen Fragen schreiten. Es hat nicht an Versuchen gefehlt, die Sache umgekehrt darzustellen: ausgehend von annehmbaren Vorstellungen bezüglich des Verlaufs der Umwandlung, also ausgehend von dem „Wie“ der Entwickelung zur Aussage zu gelangen: die Arten haben sich also entwickelt. Es hat auch nicht an Leuten gefehlt, die, weil ihnen die mutmaßlichen Stammbäume gewisser Tiergruppen nicht „exakt erwiesen“ schienen, den Zusammenbruch der gesamten Entwickelungslehre proklamiert haben. Als Beispiel mag hier A. Fleischmann erwähnt werden, der es versucht hat, sich aus einem Opfer selbstverschuldeter Unklarheit im Denken zu einem Warner und Retter der quasi auf falschem Pfade wandelnden Wissenschaft emporzuschwingen[1]). Der Erfolg dieses Versuches ist ausgeblieben, niemand nimmt Fleischmann ernst. Und mit Recht. Denn unsere Ueberzeugung von der Richtigkeit der Entwickelungslehre gründet sich nicht auf den Einblick in einige „exakt bewiesene“ Stammbäume, sondern auf das Argument, daß ohne die Annahme einer Entwickelung wir die vorliegende abgestufte Mannigfaltigkeit der Tiere, ihre Verteilung im Raum und ihr zeitliches Auftreten nicht verstehen, d. h. nicht in einen Zusammenhang mit anderen vollständig sicheren Erkenntnissen, wie der Kontinuität, der Variabilität und der anatomischen Uebereinstimmung blutsverwandter Lebewesen bringen können. Dasselbe halte ich auch denjenigen entgegen, die mit Driesch erklären, weil die Einsicht in die Notwendigkeit der stattgehabten Formwandlung uns fehle, so sei die Aussage, daß die Formen sich entwickelt haben, unsicher und von geringem wissenschaftlichen Werte. Ich nehme in der Methodologie der Entwickelungslehre einen genau entgegengesetzten Standpunkt ein: ich glaube, daß die Richtigkeit des Grundgedankens der Entwickelung ohne Einblick in die Wirkung der formbildenden Faktoren bewiesen werden kann, soweit überhaupt ein Beweis für eine Theorie gegeben werden kann. Für die weitere Erforschung der aus der Annahme jener Theorie sich ergebenden Probleme der Stammbäume und der Entwickelungsfaktoren werden wiederum besondere Hypothesen aufzustellen und zu verifizieren sein. Und was den Wert dieser Ueberzeugung für die Wissenschaft anbelangt, so ist der fördernde Einfluß derselben auf die Entwickelung der Biologie eine Tatsache, die nicht in Abrede gestellt werden kann.

Wir wollen also an der Ansicht festhalten, daß es im Bereiche der gesamten Entwickelungslehre oder Genetik drei verschiedene Fragen gibt, eine logisch übergeordnete, die Grundfrage, und zwei ihr untergeordnete, die Stammbaumfrage und die Faktorenfrage. Wir

---

1) Die Deszendenztheorie. Gemeinverständliche Vorlesungen über den Auf- und Niedergang einer naturwissenschaftlichen Hypothese. Leipzig 1901. Ferner in: Lehrbuch der Zoologie, Wiesbaden 1908, das Schlußkapitel über den Stammbaum der Tiere.

haben jetzt nachzusehen, wie sich die Morphologie zu diesen drei Fragen verhält.

Was die Stellung der Morphologie zur ersten oder der Grundfrage der Entwickelungslehre anbetrifft, so ist zu sagen, daß die Morphologie es ist, die uns die zwingendsten Beweise der Entwickelung liefert. Die abgestufte Mannigfaltigkeit der Formen zwingt uns zum Nachspüren der ihr zugrunde liegenden gemeinsamen Grundformen. Dieser erste Teil der morphologischen Arbeit wird auch von denen verrichtet, die von der Entwickelungslehre nichts hören wollen. Es ist andererseits nicht in Abrede zu stellen, daß die Morphologie nicht das einzige Wissensgebiet ist, das uns die abgestufte Mannigfaltigkeit aufdeckt. Es ist außer Zweifel, daß auch bestimmte Reaktionen des Organismus, die unter dem Gesichtspunkte der Lebensvorgänge (Physiologie) erforscht werden und keine Aeußerung in Formerscheinungen zeigen, ebenfalls eine abgestufte Mannigfaltigkeit offenbaren. Man denke an die Fällungsreaktionen des Blutserums, die in neuester Zeit so viel besprochen und als „experimentelle Beweise“ der Abstammung des Menschen von affenartigen Tieren von den Popularisatoren weidlich ausgenutzt wurden. Uns kann an der ganzen Sache interessieren, daß trotz der grundverschiedenen Technik das Ergebnis so gut mit dem natürlichen System übereinstimmt. Es ist ja bekannt, daß das Verfahren sogar eine quantitative Behandlung zuläßt und daß aus der Menge des Niederschlags und der prozentischen Anzahl der positiv verlaufenden Proben sich der Abstand zweier Tierarten im System ergibt, der mit der Ansicht des geltenden natürlichen Systems gut übereinstimmt. Wir wollen daher nicht behaupten, daß die Morphologie den *einzigen* Weg zur Konstatierung der abgestuften Mannigfaltigkeit bietet. Aber es ist ebenso sicher, daß die Formerscheinungen uns die *sichtbarste Aeußerung dieser abgestuften Mannigfaltigkeit* liefern. Um diesen Befund für die Beweisführung in Sachen der Entwickelungslehre zu verwerten, müssen aber noch manche Voraussetzungen gemacht werden. Es muß vor allem das Bestreben anerkannt werden, diese Mannigfaltigkeit zu *erklären*, d. h. *im Zusammenhang mit anderen an und für sich vollständig sicheren Erkenntnissen einheitlich zusammenzufassen*. Diese sicheren Erkenntnisse beziehen sich auf: 1) die Erscheinung der Elternzeugung oder Kontinuität der Organismen; 2) die Tatsache, daß die größte Uebereinstimmung im anatomischen Baue zweier Tiere dann gefunden wird, wenn sie untereinander blutsverwandt sind; 3) endlich die Tatsache, daß die Einzelwesen in ihren Merkmalen schwanken, so daß man von einer individuellen Variabilität sprechen kann.

Eine einheitliche Zusammenfassung dieser sicheren einzelnen Erkenntnisse mit der ebenso sicheren Erfahrung von der abgestuften Mannigfaltigkeit ist nur unter der Annahme möglich, daß diese Mannigfaltigkeit eine *gewordene* ist, daß sie das Ergebnis gehäufter Variabilität darstellt. Und da die Gestaltungsverhältnisse die sichtbarste Aeußerung der abgestuften Mannigfaltigkeit darstellen, so liefert uns jeder morphologische Befund, der uns die hinter der Mannigfaltigkeit versteckte Einheit vor Augen führt, zugleich ein Beweismittel der Entwickelung in der ersten Frage, der Grundfrage. Das gibt die bekannte Gruppe der „morphologischen

Beweise". Da wir ferner die „Embryologie" nicht als logisch definierte besondere Disziplin anerkennen, so gehören die sogenannten „embryologischen Beweise" ebenfalls hierher. (Von den geographischen und geologischen Beweisen kann hier füglich abgesehen werden.)

Sind wir auf Grund solcher Beweise zur Ueberzeugung gekommen, daß die heutige Mannigfaltigkeit des Tierreichs das Ergebnis eines Entwickelungsprozesses ist, so stehen wir bei Betrachtung einer jeden spezifischen Form vor dem Problem: aus welchen Vorfahren hat sich diese Form entwickelt? Wenn man sich auf die logische Natur dieser Frage besinnt, ohne sein Urteil durch die heftigen Angriffe der Gegner vom Schlage Fleischmanns auf die „phylogenetischen Spekulationen der Haeckelschen Schule" trüben zu lassen, so muß man einsehen, daß solche Fragen, wie die nach den Vorfahren einer gegebenen Species, keine eindeutige Lösung zulassen. Die Frage selbst muß vielmehr lauten: „aus welchen Urformen kann sich diese Species entwickelt haben?" Welche Stellung muß nun die Morphologie dieser Frage gegenüber einnehmen, oder welche morphologischen Erkenntnisse werden verwertet, wenn man solche Fragen zu beantworten sucht?

Die kritische Sichtung der mannigfaltigen Ausgestaltungen einer und derselben Grundform führt uns in der Morphologie zur Unterscheidung ursprünglicher und abgeleiteter Formzustände. Wir sprechen dabei nicht von „höheren und niederen" Tieren, auch nicht von „vollkommenen und unvollkommenen", wir sprechen überhaupt nicht von „Tieren", sondern von einzelnen Formzuständen. Für jede Art von Formzuständen muß durch umfassende kritische Sichtung des Materials der ursprüngliche und der abgeleitete Typus aufgefunden werden. So wird kein mit dem einschlägigen Material Vertrauter bestreiten, daß folgende Sätze allgemein als wahr anerkannt werden: 1) Das Fehlen des Schlüsselbeins im Schultergürtel eines Säugetiers ist gegenüber dem Vorhandensein dieses Knochenstücks ein abgeleiteter Zustand. 2) Die Verwachsung der Mittelfuß- resp. Mittelhandknochen bei einem Säugetier ist gegenüber ihrem Getrenntsein ein abgeleiteter Zustand. 3) Das Fehlen der Schale bei Kopffüßlern ist ein abgeleiteter Zustand. 4) Das Fehlen des Zahnwechsels, d. h. das Auftreten nur einer einzigen Dentition bei Säugetieren ist ein abgeleiteter Zustand. 5) Vier-, drei-, zwei- und einfingerige Säugetierhände oder -füße sind gegenüber den fünffingerigen abgeleitet. 6) Das Fehlen der hinteren Extremitäten bei Säugetieren sowie beider Extremitätenpaare bei Reptilien ist ein abgeleiteter Zustand usw. usw. Wenn wir nun im Besitze solcher Listen von primitiven und abgeleiteten Merkmalen sind, so stellt sich unser Urteil über die Stammform einer vorliegenden Art als eine Aussage über die Notwendigkeit der Ausschließung dieser oder jener Formen aus der Vorfahrenreihe dar, weil sie in dem einen oder anderen Merkmal zu spezialisiert sind. Es ist geradezu charakteristisch für den Fortschritt der Anschauungen bezüglich der Abstammung der Arten, daß Formen, die früher für Vorfahren gehalten wurden, immer wieder aus der direkten Vorfahrenreihe ausgeschaltet werden mußten, weil man erkannte, daß sie in diesem oder jenem Merkmal schon zu spezialisiert, zu abgeleitet sind.

Man erinnere sich an die Stammbäume, die Lamarck seiner „Zoologischen Philosophie“ beigegeben hat. Die Vögel stammen bei ihm von Schildkröten, denn wenn man den Kopf einer Schildkröte auf den Körper eines Vogels aufsetzt, so sieht man nichts Ungereimtes darin. Und der Orang von Angola (der Schimpanse) hat sich dadurch, daß er sich zu aufrechtem Gange erhob, daß er seine Erlebnisse in artikulierten Lauten mitzuteilen begann, usw. usw. zum Menschen entwickelt. „Die Gewohnheiten haben alles gemacht.“ Heute denkt niemand daran, eine solche Ableitung von einer noch lebenden, aber in anderer Richtung spezialisierten Form zu verteidigen. Ja, selbst zahlreiche fossile Formen müssen auf den Anspruch, Vorfahren einer gegebenen Art zu sein, verzichten, sobald sich erweist, daß sie in einem Merkmal weiter differenziert waren, als die betreffende Art. So ist die kritische Musterung der Formzustände die wichtigste Instanz für den Nachweis, welche Arten von der direkten Stammlinie zu entfernen sind. Das ist also eine negative Instanz, aber eine äußerst wichtige, wenn man bedenkt, daß gerade auf diesem Gebiete so viele Fehler begangen wurden und heute noch begangen werden. Nicht nur die sachlichen Korrekturen sind hier von Wert, sondern die Schulung des forschenden Geistes, die sich aus der Betätigung dieser kritischen Funktion ergibt. Und weil die Morphologie hier die Schule der Kritik darstellt, so hat sie den Anspruch, immer, wo es sich um die Entscheidung von Stammbaumfragen handelt, erhört zu werden. Sie hat sozusagen das Veto-Recht in Stammbaumfragen.

Doch gibt es auch Reihen von Forschungen über Formzustände, die zu den positiven Instanzen gehören. Es sind die morphologische Erforschung der fossilen Tierreste und die Erforschung der individuellen Entwickelung der Tiere. Was wir unter dem Gesichtspunkt der Chronologie der Tierwelt erfahren, ist nur: diese Tiere lebten zu dieser jene zu jener Zeit. Nehmen wir die Verwandtschaftsverhältnisse dazu, so gestaltet sich die Feststellung in folgender Weise: diese Klasse, (oder dieser Typus) war in der Zeit T durch die Formen A vertreten, in der Zeit T' durch die Formen A' usw. Es fand sich also ein gesetzmäßiger Wechsel der Vertreter statt. Da aber die Dauer der Existenz einzelner Vertretergruppen sehr ungleich war, so sagt die zeitliche Aufeinanderfolge allein noch nichts Positives über die Stammbaumverhältnisse aus. Es ist ein bedauerliches Mißverständnis, wenn ein moderner Naturforscher von dem „tatsächlichen Entwickelungsgange, wie wir ihn aus den Funden der Vorzeit ablesen“ spricht[1]). Wir lesen den Entwickelungsgang nicht ab, sondern wir deuten ihn hinein und dies tun wir oder sollten wir nur unter Berücksichtigung der von der Morphologie gefundenen Differenzen der ursprünglichen und abgeleiteten Formzustände tun. Dies gilt für die Formen innerhalb eines Verwandtschaftskreises. Daß Formen, die nur analoge Ausbildung im Habitus aufweisen, von vornherein ausgeschlossen sind, brauchte kaum noch hervorgehoben zu werden, wenn nicht auch da in neuester Zeit Verstöße gegen die elementaren Forderungen der Kritik morphologischer Befunde vorgekommen wären.

Eine andere Reihe positiver Instanzen für die Beurteilung der Stammbäume ließe sich aus der Beobachtung der Formzustände der Organe im embryonalen Stadium entnehmen, wenn es sicher wäre,

1) Steinmann, Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre, 1908, S. 4.

daß diese in der Entwickelung des Einzeltieres durchlaufenen Formzustände die Formwandlungen seines Stammes wiederholen. Das Bestreben, die auffallenden und vom erwachsenen Zustande stark abweichenden transitorischen Formen der Embryonen auf Dauerzustände andersartiger Tiere zu beziehen, sind schon sehr alt. In der Zeit der naturphilosophischen Spekulation wurde dieser Gedanke an eine Aehnlichkeit embryonaler Stadien „höherer“ Tiere mit Dauerzuständen „niederer“ in kritikloser Weise ausgesponnen. Da aber zugleich das Dogma von der Konstanz der Arten herrschte, so war diese Verwandtschaft“ und diese „Wiederholung niederer Stadien“, wie die ganze Stufenleiter eine rein gedankliche. Mit der allgemeinen Durchführung der Typenlehre, der Sonderung von Homologie und Analogie, mit dem Durchdringen der Deszendenztheorie mußte jene Formel eine neue Gestalt annehmen. Dies geschah in dem von Haeckel formulierten „biogenetischen Grundgesetz“, wonach die Keimesentwickelung eine gedrängte Wiederholung der Stammesentwickelung darstellen sollte. Doch mußte von Anfang an eingesehen werden, daß nicht *jeder* Formzustand des Embryo die Existenz eines entsprechenden Ahnen anzunehmen berechtigt, und so wurden die Begriffe der Palingenese und der Cänogenese als Hilfsbegriffe eingeführt. Palingenetisch war das, was eine wirklichere Wiederholung der Ahnenzustände darstellt, cänogenetisch (d. h. fremdartig) das, was nachträglich hinzugekommen ist und das reine Bild den Vorfahrenstadien trübte.

Ueber die Berechtigung des biogenetischen Grundgesetzes ist viel gestritten worden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß in diesem Gesetze ein richtiger Kern steckt, der aber aus dem Beiwerk herausgeschält werden muß. Dies muß hier betont werden, da gerade in neuerer Zeit infolge einer zu weitgehenden Reaktion gegen die unberechtigten Ansprüche des biogenetischen Gesetzes in seinen extremen Formen, sich die Versuche mehren, neben diesen Extremen seinen richtigen Kern selbst zu leugnen. Die Berechtigung eines vermittelnden Standpunktes soll aber nicht aus der Anwendung der trivialen Formel von der heilsamen „goldenen Mitte“ folgen, sondern aus einer nach beiden Seiten gleich strengen Analyse der Begriffe. Ich beginne mit der Besprechung des hervorragendsten unter den modernen Gegnern des biogenetischen Gesetzes. Damit meine ich natürlich nicht Fleischmann, sondern nur diejenigen Gegner des biogenetischen Grundgesetzes, die zugleich zu den Anhängern der Entwickelungslehre gehören; denn die erklärten Gegner der Deszendenztherorie sollten konsequenterweise vom biogenetischen Grundgesetz keine Notiz nehmen. Fleischmann hat auch in dieser Beziehung seine grundfalsche Auffassung der Entwickelungslehre bekundet, daß er in einem zur Widerlegung der Entwickelungslehre geschriebenen Buche volle zwei Kapitel dem biogenetischen Grundgesetze gewidmet hat. Der denkende Kritiker muß sich auf den Standpunkt stellen: eine Diskussion über Wert oder Unwert des biogenetischen Grundgesetzes gehört in den Kreis der Anhänger der Entwickelungslehre. Denn die Frage, ob die embryonalen Zustände Vorfahrenstufen wiederholen oder nicht, hat doch nur für denjenigen einen Sinn, der die Entwickelung der Arten anerkannt hat.

Unter den Anhängern der Entwickelungslehre hat sich in neuerer Zeit besonders Oskar Hertwig wiederholt gegen eine selbst eingeschränkte Geltung des biogenetischen Gesetzes ausgesprochen. Uns

interessiert besonders die neueste Phase in der Entwickelung seiner diesbezüglichen Vorstellungen, die in der Aufstellung eines neuen eigenen „Gesetzes“ gipfelt. Da Hertwig die Sache für so abgeklärt hält, daß er sie in ein kurzes Lehrbuch der Embryologie aufzunehmen für angezeigt hält, so will auch ich hier zu diesem Gesetz Stellung nehmen. Daß ich hier nicht die extreme Auffassung der Anhänger des biogenetischen Grundgesetzes gegen Hertwig verteidigen will, wird aus der weiteren Darstellung klar genug hervorgehen. Ich halte aber die neue Wendung, die Hertwig der Frage zu geben versucht, für so verfehlt, daß es meine Pflicht ist, eine Richtigstellung zu versuchen.

Das Schlußkapitel der vierten Auflage der „Elemente der Entwickelungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. Anleitung und Repetitorium für Studierende und Aerzte“ (1910) trägt die Ueberschrift: „Das ontogenetische Kausalgesetz“. Dieses Gesetz wird folgendermaßen formuliert: „Ich habe dieses Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Eizustand einerseits und dem Verlauf und dem Endresultat der Ontogenese andererseits als das ontogenetische Kausalgesetz und als den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt bezeichnet.“

Der Zweck dieser Formulierung eines neuen Gesetzes ist klar. Hertwig will dadurch das biogenetische Gesetz unnötig machen: wenn die Schlundspalten am Säugetierembryo auftreten, so tun sie das, weil in der Anlage die Bedingungen dazu gegeben waren. Dasselbe gilt von der Chorda dorsalis, dasselbe von den Zahnanlagen der Bartenwale usw. Nicht die Natur der hypothetischen Vorfahren offenbart sich uns in den vorübergehenden Bildungen des Keimes, sondern die Natur der Anlagen des Eies, die dermaßen spezifisch sind, daß, „wenn wir einen vollen Einblick in den unserer Kenntnis verborgenen ultramikroskopischen Bau der Eizellen aller Tiere besitzen würden, der Systematiker allein schon auf Grund dessen die Eizellen der verschiedenen Tierarten nach ihrer größeren oder geringeren idioplasmatischen Aehnlichkeit in Stämme, Klassen, Ordnungen, Familien, Arten, Unterarten usw. würde einteilen können.“

Dieses ontogenetische Kausalgesetz ist vor allem nach seiner logischen Form kein Gesetz. Wenn man unter dem Gesetz die unter allen Umständen gleichbleibende Beziehung zwischen zwei Erscheinungen[1]) versteht, so ist es klar, daß die beiden Erscheinungen, die durch die Formel des Gesetzes zueinander in Beziehung gesetzt werden, auch wirkliche, bekannte Erscheinungen sein müssen. Die allgemeine Form eines solchen Gesetzes ist: wenn die Erscheinung A die Beschaffenheit A’ hat, dann hat die Erscheinung B die Beschaffenheit B’. Einige glauben nun von einem Gesetze nur dann sprechen zu dürfen, wenn jene Beziehung eine quantitative ist. Andere sind nicht so streng in den Forderungen bezüglich der durch das Gesetz auszudrückenden Beziehungen; man wird in der Biologie dieser weniger strengen Fassung den Vorzug geben, da es sich hier nur in den seltensten Fällen um quantitative Beziehungen handeln kann. Andere wieder schränken die Definition des Gesetzes nach einer anderen Richtung ein, indem sie nur die Beziehungen von etwas „Wirkendem“ als Ge-

1) Vgl. z. B. Eisler, Wörterbuch der philosophischen Grundbegriffe: Naturgesetz (Definitionen von Helmholtz, Simmel u. a.).

setz anerkennen wollen (s. z. B. Roux: „Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft“, S. 146). Auch das ist nicht unbedingt notwendig für die Definition des Gesetzes. Manche Forscher endlich versuchen eine andere Einschränkung, indem sie nur das als Gesetz bezeichnen, was sich ausnahmslos bestätigt, während sie unter einer Regel solche Beziehungen verstehen, die nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit zur Beobachtung gelangen.

Wollte man das Gesetz definieren wie man will, unter keinen Umständen wird die Bedingung erlassen, daß beide Erscheinungsreihen, die zueinander in Beziehung gesetzt werden, bekannte Phänomene sein müssen, oder sagen wir faßbare Erscheinungen. In dem vorliegenden Falle ist aber nur eine von den beiden Erscheinungen faßbar, das ist das Anlageprodukt. Die Anlage wird erst aus dem Anlageprodukt erschlossen, abgeleitet. Man kann nicht die Uebereinstimmung zwischen der Anlage und dem Anlageprodukt als Gesetz anstaunen, nachdem man in die Anlage alles das hineingedeutet hat, was man in sichtbarer Form im Anlageprodukt kennen gelernt hat. Das ist doch nicht ein Gesetz, sondern eine reine Tautologie.

Man stelle sich für einen Augenblick auf den Standpunkt jener Autoren, die von einem Gesetze nur dann sprechen, wenn die ausgesagte Beziehung immer verwirklicht ist, von einer Regel dagegen, wenn es auch Ausnahmen gibt. Wie will man nun herausfinden, in wie vielen Fällen die ausgesagte Beziehung stattfindet und in wie vielen sie nicht stattfindet? Wie will man feststellen, in wie vielen Fällen das Anlageprodukt nicht mit der Anlage übereinstimmt?

Das ontogenetische Kausalgesetz ist also kein Gesetz.

Es ist aber auch nicht kausal. Es ist eine Tatsache, daß die Embryonen der zahnlosen und haarlosen Bartenwale deutliche Anlagen von Zähnen und Haaren aufweisen, die sich bei der weiteren Entwickelung zurückblicken. Wie stellt sich das ontogenetische Kausalgesetz zu dieser Tatsache. Es erklärt quasi-kausal diese Erscheinung, indem es auf den Parallelismus zwischen Anlage und Anlageprodukt hinweist. Die Zähne und Haare erscheinen beim Embryo, weil sie in der Anlage vorhanden waren und weil die Anlageprodukte ja dieser Anlage ähnlich sein müssen. Ja, aber ist denn das das Problem. Das Problem liegt ja vielmehr darin, daß in der Anlage eines zahn- und haarlosen Tieres sich Bedingungen finden, deren Realisierung zum Auftreten von Anfangsstadien von Zähnen und Haaren in der Entwickelung führt. Also ist uns damit nicht geholfen, daß man uns sagt: der haar- und zahnlose Zustand hatte zur notwendigen Vorbedingung seines Auftretens einen anderen Zustand, in dem sich Haar- und Zahnkeime zeigen. Warum wird der zahnlose Zustand hier nur auf dem Wege über den bezahnten Zustand erreicht, während er bei den heutigen ebenfalls sekundär zahnlosen Vögeln doch direkt erreicht wird (worauf schon Boveri 1906 hingewiesen hat). Das Problem ist also nicht gelöst, es ist nicht einmal gestreift. Es ist einfach vertuscht. Auf solche kausale Erklärungen hat die Wissenschaft keinen Grund stolz zu sein. Das ontogenetische Kausalgesetz ist also nicht kausal.

Es ist aber auch nicht ontogenetisch. Denn es kann und will sich in seinen Erklärungen nicht auf die in der Individualentwickelung gegebenen Bedingungen und Bedingungskomplexe beschränken, sondern es greift über die Grenzen der einzelnen Ontogenese hinaus auf die

allmähliche Anhäufung der „Anlagen" in der „Artzelle" über. Denn Hertwig ist ein Anhänger der Deszendenztheorie und schildert besonders im großen Handbuch (Band III, 3, S. 149ff.) in großzügiger Weise die allmähliche Entwickelung der Artzellen. Nach seiner Darstellung bilden die einzelnen Ontogenien nur Seitenzweige der Hauptbahn der Entwickelung eines Merkmalkomplexes, wobei die einzelne Ontogenie nur eine Aktivierung der in der Artzelle angehäuften Eigenschaften ist, die in ganz bestimmter vorgeschriebener Weise, gemäß der von der Artzelle erreichten Etappe, heruntergeleiert wird. Hertwig weiß, daß die zahnlosen Wale von bezahnten Vorfahren abstammen und er weiß auch, daß die Ontogenien jener Individuen, die noch dem bezahnten Stadium angehört hatten, einen anderen Verlauf gehabt hatten, als die Ontogenien der heutigen Individuen. Denn damals hatte eben die Artzelle noch nicht die Etappe erreicht, von der aus sie der Ontogenie die Direktive zum Durchlaufen eines bezahnten und nachher eines zahnlosen Zustandes geben kann. Die ganze kausale Erklärung steht also und fällt mit der Annahme einer der einzelnen Ontogenie vorausgegangenen und in ihr sich abspiegelnden Entwickelung der Artzelle. Wie kann man dann diese Erklärung als ontogenetisch bezeichnen? Wenn man schon weiß, woher das Ei stammt, dann ist es leicht, anzuführen, welche Anlagen es mitbekommen hat. Wollte man die ganze kausale Erklärung rein ontogenetisch geben, dann müßte man aus dem Eizustande selbst, ohne zu wissen, woher das Ei stammt, die Notwendigkeit der zu verwirklichenden Folgezustände angeben. Weil also das ontogenetische Kausalgesetz die Erscheinungen nur in Verbindung mit der Stammlinie der betreffenden Eizelle zu „erklären" vermag, so ist es nicht ontogenetisch.

Ist somit das ontogenetische Kausalgesetz sachlich völlig unhaltbar, so ist es daneben auch noch methodologisch sehr bedenklich, denn es operiert mit Scheinerklärungen und seine Begründung enthält Wendungen, die geeignet sind, das logisch-korrekte Denken auf dem betreffenden Gebiete zu beeinträchtigen. Eine solche mir ganz unbegreifliche Wendung ist z. B. in dem Satze enthalten: „Denn die Fähigkeit zur Entwickelung einer Chorda oder das Vermögen Schlundspalten usw. zu bilden, sind überhaupt allgemein systematische Merkmale des ganzen Wirbeltierstammes." — In diesem Satze liegt eine Aufforderung zum Verzicht auf die Erforschung gewisser Phänomene. Man muß sich wirklich einmal fragen: genügt es denn, irgendein Phänomen als „ein allgemein systematisches Merkmal" zu proklamieren, um für alle Zeiten dieses Phänomen aus dem Bereiche der Forschungsobjekte auszuschließen? Was sind denn „systematische Merkmale"? Gibt es denn wirklich Erscheinungen, die deswegen nicht auf ihre Morphologie, Physiologie, Oekologie, Genetik usw. untersucht werden dürfen, weil sie zugleich sichtbare Zeichen der abgestuften Mannigfaltigkeit tragen und daher als „Merkmale" bei der Gruppierung der Tiere in Gattungen, Familien, Ordnungen, Klassen und Typen benutzt werden? Die konsequente Durchführung dieses Grundsatzes würde die schlimmsten Folgen für die Wissenschaft haben. Welchen Sinn hätte es, über die Herkunft der Haare der Säugetiere Forschungen anzustellen, da doch das Haarkleid ein „allgemein systematisches Merkmal der Klasse" darstellt. Das isodonte Gebiß der Zahnwale, der eigenartige Zahnwechsel der Beuteltiere, das Parietalauge der Reptilien, — alles das und noch vieles andere bietet gar keine Probleme für die

Forschung dar, denn das sind einfach systematische Merkmale der betreffenden Ordnungen resp. Klassen! — So rächt sich der Mangel eines klaren und konsequenten Systems der biologischen Wissenschaft. Denn bei einer einigermaßen logischen Gliederung des Inhaltes des gegenwärtigen biologischen Wissens, wie sie in den einleitenden Kapiteln dieses Abschnitts versucht wurde, muß es sich sofort herausstellen, daß die Erscheinungen der Lebewesen nicht an sich systematisch oder unsystematisch sind, sondern daß sie sich in verschiedener Weise in das System des Gesamtwissens einordnen, je nachdem man dabei von der Methode der Forschung oder vom materiellen Inhalt der Probleme ausgeht; daß also die merkwürdigste physiologische oder ökologische Erscheinung zugleich „systematisch" verwertet werden kann (wie die oben erwähnten Blutreaktionen) usw .

Nachdem die Unzulänglichkeit dieses neuen Angriffs auf das biogenetische Grundgesetz hinreichend klargestellt wurde, wendet sich der Blick nochmals dem anderen Extrem zu, den unbedingten Anhängern des biogenetischen Gesetzes in seiner ursprünglichen Fassung. Vor allem seinem Neubegründer — Haeckel selbst. Er hält bekanntlich selbst noch in den neuesten Publikationen an der ursprünglichen Fassung des biogenetischen Gesetzes fest, wonach „die Ontogenie eine Rekapitulation der Phylogenie" darstellt (wobei aber die Notwendigkeit „einer kritischen Unterscheidung der beiden Seiten jenes Grundgesetzes, der Palingenie und der Cänogenie", betont wird, z. B. in dem dritten Bande der „Systematischen Phylogenie", S. 629). Nur beiläufig soll erwähnt werden, daß in der unsicheren Begriffsbestimmung der „Phylogenie" von Anfang an eine Quelle für ein Mißverständnis lag. Während nämlich einige glauben, daß die Rekapitulationserscheinungen selbst zu den Beweismitteln der Deszendenztheorie gehören, wird von den anderen angenommen, daß von der Rekapitulation nur dann die Rede sein kann, wenn die Deszendenztheorie bereits vollkommen anerkannt ist. Daß ich die letztere Deutung für die richtige halte, dürfte aus dem oben über Fleischmann Gesagten klar sein. Damit ist aber auch klar, daß ich unter „Phylogenie" nur die Stammbaumfrage, nicht die ganze Entwickelungslehre verstehen kann.

Die Frage nach der logischen Form der Aussage von der Rekapitulation muß zunächst nach demselben Prinzip untersucht werden, wie dies bei dem „Parallelismus von Anlage und Anlageprodukt" geschehen ist. Wenn man nämlich unter „Gesetz" einen bestimmten Typus von Aussagen versteht (s. oben), so ist auch die Aehnlichkeit der Phylogenie und Ontogenie kein eigentümliches Gesetz, da die eine von diesen Erscheinungen nicht an sich bekannt ist, sondern erst aus der anderen, eben aus der Ontogenie erschlossen werden soll (schon Spitzer [1886] äußerte Zweifel an der Berechtigung der Bezeichnung dieses Satzes als „Gesetz", ging aber mit der Bemerkung darüber hinweg, dieser Satz verdiene doch immer noch mehr als der „Pithecometra-Satz" den Namen eines Gesetzes. Die Frage ist also nicht neu und ich will mich auch bei dieser formalen Seite nicht lange aufhalten).

Um auf den Inhalt selbst zu kommen, so ist hier zunächst eine wichtige Frage, ob man die „Rekapitulation" so versteht, daß man in den embryonalen Formzuständen leibhaftige Ahnen, oder vielmehr so, daß man nur Vorstufen der Formzustände einzelner Or-

gane erblickt. Unsere sprachlichen Mittel und unsere Vorstellungen sind nun einmal derart, daß wir uns unter „Acraniern“, „Cyklostomen“ usw. eben diejenigen Tiere vorstellen, denen dieser Name beigelegt wird und zwar mit allen ihren uns heute bekannten Eigenschaften. Wir können daher nicht umhin anzuerkennen, daß die Anhänger der ursprünglichen Fassung des biogenetischen Gesetzes in den embryonalen Wiederholungen die Verkörperungen leibhaftiger Ahnen erblicken. So lesen wir in der „Systematischen Phylogenie“, Bd. 3, S. 619: „IV. Die primitive Vertebration der Spondula oder Vertebrella (§ 33), die Entstehung derselben durch metamere Gliederung der Chordula führt den Beweis, daß der Mensch, gleich allen übrigen Wirbeltieren, ursprünglich von Acraniern abstammt (Prospondylia, § 16). V. Die Keimform, welche der menschliche Embryo nach Verlauf von 21 Tagen erlangt hat, und welche eine Länge von ungefähr 5 mm besitzt, ist von besonderer Wichtigkeit (Archicranula): der Keim besitzt bereits die Anlage der drei primären Hirnblasen, der drei höheren Sinnesorgane, der Kiemenspalten und des Herzens; es fehlt aber noch jede Spur von Gliedmaßen. Wir können daraus auf eine entsprechende Ahnenform aus der Klasse der Cyklostomen schließen (Archicrania, § 212).“ — Wollte man diese Art der Anschauung mit Konsequenz durchführen, so müßte man in den aufeinanderfolgenden Formzuständen des Embryo ebensoviele Vorfahren, als Angehörige bestimmter heute noch lebender oder ausgestorbener Klassen, Ordnungen usw. erblicken. Bedenkt man, daß die soeben zitierten Aeußerungen nicht aus einem populären Buch entnommen sind, sondern aus einem streng wissenschaftlichen, nur für Fachkreise geschriebenen; bedenkt man ferner, daß es nicht aus der Sturm- und Drangperiode des Darwinismus stammt, sondern aus dem Jahre 1895, so muß man doch sagen, daß der Neubegründer des biogenetischen Grundgesetzes heute noch an der soeben gekennzeichneten Auffassung desselben festhält.

Nun lassen sich gegen diese extreme Auffassung Einwände geltend machen, die den Anhängern derselben nicht unbekannt geblieben sind. Erstens liegt es in der Natur der Entwickelung eines kompliziert gebauten Tieres aus dem Zustande des befruchteten Eies, daß gewisse Formzustände notwendig anderen vorausgehen müssen, ohne daß es auf eine entsprechende Ahnenform zu schließen berechtigte. Ein gliedmaßenloser Zustand muß der Entstehung der Gliedmaßen vorausgehen, wenn anders man sich die Entwickelung epigenetisch und nicht als bloße Herauswickelung (Evolutio) denkt. Es ist kein zwingender Schluß, daß der Mensch von cyklostomenartigen Ahnen stammt, weil er auch einen gliedmaßenlosen Formzustand durchläuft. Dies führt uns auf einen ganz prinzipiellen Punkt. Damit eine Hypothese oder Theorie aufgestellt, diskutiert, angenommen oder verworfen werden soll, muß doch zuerst ein Problem da sein, das durch jene Hypothese oder Theorie beseitigt werden soll. Vor ein solches Problem stellt uns wohl die Tatsache, daß ein Insekt im embryonalen Zustand Anlagen von Anhängen am Hinterleib zeigt, während das ausgebildete Insekt in dieser Region keine Anhänge trägt. Dasselbe gilt von der Anlage der hinteren Gliedmaßen der Wale, ihrer Zähne, von den getrennten Mittelfußknochen der Vogelembryonen usw. usw. Es wird also vor allem die Frage zu stellen sein, welche Formzustände des Embryo in uns das Bedürfnis nach

einer derartigen Deutung erwecken. Und die Antwort ist, daß es nicht alle Formzustände sind, sondern nur gewisse, solche nämlich, in denen die Abweichungen des Embryo vom ausgebildeten Tiere nicht ohne weiteres als notwendig erscheinen. Daß der Embryo einen einzelligen Zustand durchläuft, daß diese Zelle durch Teilung einen Haufen von Zellen erzeugt, daß das gliedmaßentragende Tier doch einmal einen gliedmaßenlosen Zustand und das zähnetragende einen zahnlosen Zustand durchmacht, das stellt uns nicht vor Abstammungsprobleme, das würde auch dann noch in gleicher Weise geschehen, wenn die Arten nicht von anderen Arten abstammen würden. In dieser Erkenntnis liegt der Wahrheitskern der von His und Götte und den modernen Entwickelungsmechanikern gegen die einseitige Fassung des biogenetischen Gesetzes erhobenen Einwände.

Es gibt aber auch eine Reihe von embryonalen Formzuständen, die zwar nicht in diesem Sinne den Stempel der Notwendigkeit an sich tragen, und daher wohl Erklärungen erheischen, die aber nicht auf Ahnenzustände zurückgeführt werden dürfen, weil es sich dabei um offenkundige Anpassungen handelt. Man denke an die Embryonalhüllen der viviparen Säugetiere, an die verschiedensten Organe der pelagischen Larven, der Raupen usw.

Nun wird man sagen, auch die extremen Anhänger des biogenetischen Gesetzes haben ja in der Cänogenese eine Quelle möglicher Täuschungen erblickt und häufig genug betont, daß die cänogenetischen Erscheinungen von der Deutung als Ahnenzustände ausgeschlossen bleiben. Das will ich auch nicht bestreiten. Ich kann aber zeigen, daß man sich mit der Zulassung der Cänogenese in eine Situation versetzt, die unvermeidlich zu einem typischen Zirkelschluß führt. Nämlich wie bestimmt man, was cänogenetisch ist? Doch nur auf Grund der aus der Morphologie mitgebrachten Anschauungen über primäre und sekundäre Formzustände. Man sagt, dieses oder jenes kann nicht als Ahnenzustand gedeutet werden, weil es für dieses betreffende Organ nicht ein primärer, nicht ein ursprünglicher, sondern ein abgeleiteter Zustand ist. Dann ist aber klar, daß wir nicht erst aus dem Verlauf der Ontogenie die Phylogenie des betreffenden Organes erschlossen, sondern die Vorstellungen über den ursprünglichen Formzustand dieses Organs bei den Vorfahren aus der Morphologie mitgebracht haben.

Man steht also hier vor einer Alternative: entweder in den Formzuständen der Embryonen wirkliche Ahnen von bestimmter Stellung im System zu erblicken oder nur ursprünglichere Zustände einzelner Organe. Im ersten Falle wäre es eine reichlich fließende Quelle der Belehrung über den Stammbaum der Arten, bliebe aber mit dem Fehler behaftet, daß Manches rein physikalisch Notwendige und Manches auf Anpassung Beruhende unberechtigterweise in die Ahnengalerie hineinprojiziert würde. Im anderen Falle wären solche grobe Fehler ausgeschlossen, die Schlußfolgerung über den Zustand der in Betracht gezogenen Organe der Vorfahren wäre ziemlich sicher, aber dafür ist dann die Bedeutung des ganzen Gesetzes beträchtlich eingeschränkt, denn man bekäme dann nur embryologische Bestätigungen zu dem, was man schon aus der Morphologie weiß. Ich glaube, man wird mit der Zeit einsehen müssen, daß eine solche Alternative wirklich besteht und daß man gezwungen ist, zwischen den beiden Standpunkten zu wählen.

Sind wir aber bis zu dieser Alternative vorgedrungen, so wird es nicht schwer fallen, in der kritischen Sichtung noch einen Schritt weiter zu tun und zuzugeben, daß es für die Erkenntnis der auf dem betreffenden Gebiete waltenden Gesetzmäßigkeit nicht günstig war, daß die ganze Forschung nur in den Dienst der Stammbaumfrage gestellt worden ist. Nur so konnte es kommen, daß die als Notbehelfe aufgestellten Begriffe der Cänogenese, Heterochronie usw. so lange im Vordergrunde der Diskussionen gestanden haben und eine übersichtliche logische Gliederung des ganzen Problems nicht aufkommen ließen. Von einem unvoreingenommenen kritischen Standpunkte aus stellt sich die Sache so dar:

Die Gesetzmäßigkeiten der Gestaltung offenbaren sich nicht nur bei ausgewachsenen Tieren, sondern auch im Werden der individuellen Form. Die Eigenart der embryonalen Gestalten und die Aufeinanderfolge der Formzustände verlangt eine Erklärung. Es werden manche reale Beziehungen zu den Faktoren der umgebenden Welt festgestellt werden müssen. Solche Erklärungen sind kausaler Natur. Dann werden die (teleologischen) Beziehungen zwischen der Aufeinanderfolge der Entfaltungserscheinungen und der Funktion der fertigen Organe gesucht werden. So soll schon Aristoteles festgestellt haben, daß die Reihenfolge, in der die Organe auftreten, sich nach ihrer physiologischen Bedeutung richtet (vgl. R. Burckhardt, Geschichte der Zoologie, S. 32). Für den Anhänger der Entwickelungslehre ergeben sich noch weitere Erklärungen. *In zahllosen Fällen sind die Formzustände vieler Organe beim Embryo primitiver als beim Erwachsenen.* Was ursprünglich und was abgeleitet ist, das entnehmen wir der Betrachtung der Organe lebender und fossiler Vertreter der betreffenden Tiergruppe. Das Fehlen der oberen Schneide- und Eckzähne bei den Huftieren ist ein abgeleiteter Zustand. In der Sprache der Deszendenztheorie, die wir als bewiesen voraussetzen, heißt das, daß die Wiederkäuer sich aus andersartigen, heute nicht mehr lebenden Tieren entwickelt haben, die im erwachsenen Zustande noch obere Eck- und Schneidezähne besessen hatten. Nun zeigen die Embryonen der Wiederkäuer Anlagen von oberen Schneide- und Eckzähnen, und zwar selbst in den Familien, wo sie im erwachsenen Zustande nie vorkommen (Hohlhörner und Giraffen). Daran läßt sich ferner die interessante Tatsache anknüpfen, daß die Kamele im Milchgebiß drei, im Dauergebiß nur einen oberen Schneidezahn in jeder Kieferhälfte aufweisen. *Wir erklären uns diese Erscheinungen als embryonale Wiederholung der Formzustände, die bei den ausgestorbenen Vorfahren der lebenden Arten sich auch bei ausgewachsenen Tieren fanden. Das ist der Wahrheitskern des biogenetischen Grundgesetzes*, der zu Recht bestehen bleibt. Man wende dieselbe Betrachtung auf die *Abdominalanhänge der Insekten*, auf die *Spaltfüße und einreihigen Füße der Krebse*, auf die *Beschaffenheit des Vogelbeins*, auf die *Haar- und Zahnlosigkeit der Bartenwale* und auf Hunderte anderer Fälle an; überall ergibt sich dasselbe Resultat. Wir bringen aus der Morphologie ein Urteil über ursprüngliche und abgeleitete Formzustände der Organe mit. Wir finden, daß in allen diesen Fällen der Formzustand dieser Organe bei den Embryonen primitiver ist als bei den ausgewachsenen Tieren. Wir deuten das als Rekapitulationen und finden

darin eine willkommene Bestätigung für unsere Vorstellungen über den mutmaßlichen Zustand dieser Organe bei den Vorfahren der betreffenden Tiergruppe.

Der Unterschied dieser Formulierung von der landläufigen ist erheblich. Sagt man: wir ersehen aus der Entwickelung des Individuums die Entwickelung des Stammes, so muß man gleich hinzufügen, daß vieles, was man an dem sich entwickelnden Embryo wahrnimmt, nicht als Phasen aus der Entwickelung des Stammes gelten kann. Man kommt zur Aufstellung von Cänogenesen, für die man kein sicheres Kriterium hat, man muß von zeitlichen Verschiebungen (Heterochronien) sprechen, ohne die Norm des zeitlichen Verlaufs zu kennen. Denn die einzige Instanz, an die man dabei appelliert, bleibt die Morphologie der lebenden und fossilen Arten. Die Entwickelung des Stammes ist als Vorgang von der Entwickelung des Individuums so grundverschieden und uns so wenig unmittelbar gegeben, daß die Betrachtungen über Cänogenesen und Heterochronien wie Spekulationen über zahlreiche Ausnahmen von einer nicht bekannten Regel aussehen.

Sagt man dagegen: die Fälle, in denen die Formzustände der Embryonen ursprünglicher sind als diejenigen der erwachsenen Tiere, erklären wir uns als Wiederholungen der dauernd ursprünglichen Formzustände bei den Vorfahren der Art, so setzt man sich im Kreise der Anhänger der Deszendenztheorie absolut keinem Einwande aus. Denn es ist bei dieser Formulierung nur dasjenige als Wiederholung von Ahnenzuständen interpretiert, worin sich die Embryonen gegenüber den Erwachsenen wirklich primitiv verhalten. Es ist dann aber einleuchtend, daß daneben noch zahlreiche Gesetzmäßigkeiten bestehen bleiben, die noch zu selbständigen Forschungen Anlaß bieten. Der Zusammenhang zwischen der Anlagezeit und dem „phyletischen Wert" eines Organs (ob es ein in Fortbildung oder in Rückbildung befindliches Organ ist), was in neuester Zeit besonders von Mehnert studiert wurde und zahlreiche ähnliche Fragen erscheinen uns gar nicht mehr als bloße Anhängsel und Einschränkungen der universellen Rekapitulationstheorie, sondern als ebenso viele selbständige Probleme im Bereich der Gesetzmäßigkeiten der Formentfaltung. Cänogenese, Heterochronie u. a. sind für uns überflüssige Begriffe. Und wenn sich gelegentlich herausstellt, daß in manchen Fällen die Larve einen zweifellos abgeleiteten Formzustand eines Organs aufweist, während das erwachsene Tier dasselbe in einem ursprünglichen Zustande besitzt (die Diptere Stratiomys hat als Larve ein stark konzentriertes Nervensystem, als Imago ein langgestrecktes, also primitiveres), so ändert das kein Jota an der Aussage, daß wir primitive Formzustände der Embryonen in Tausenden von Fällen als Rekapitulation von Ahnenzuständen deuten.

Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß bei dieser der Wirklichkeit entsprechenden und von jeder Uebertreibung nach beiden Richtungen gesäuberten Formulierung die embryonale Wiederholung ursprünglicherer Formzustände selbst wieder als ein Problem erscheint, das noch der Erklärung durch die Variations- und Vererbungsgesetze bedarf. Ich stehe in dieser Beziehung auf dem gleichen Standpunkt wie E. Schulz, der seine Mittelstellung zwischen „den vergleichenden Morphologen und den Entwickelungsmechanikern" so formuliert: „Daß das biogenetische Grundgesetz wirklich

überall zutage tritt, wo es kann und wie es kann, ist nicht zu leugnen, ebenso, daß es aber selbst noch der Erklärung bedarf.“ Von den „vergleichenden Morphologen“, insbesondere von Haeckel, sagt Schulz, daß sie das Gesetz als genügende mechanische Erklärung der morphologischen Prozesse ansehen, während die Entwickelungsmechaniker es meistens ganz mißachten.

Im Bereich der dritten Frage der Genetik, des Problems der Faktoren der organischen Entwickelung, hat die Morphologie eine wichtige Aufgabe: die Gesetze der Formwandlung festzustellen. Was den Charakter der Forschung anbetrifft, so ist hier das Experiment als der vornehmste Weg zum Ziel anzusehen, wenn wir unter Experiment eine zielbewußte Variation und Isolation der Umstände verstehen, die es erlauben, die Ursachen der Erscheinung herauszuschälen. Ich brauche hier über diese Seite der Morphologie nicht viel Worte zu verlieren, da die heutige Zoologie ja geradezu im Zeichen der experimentellen, oder sagen wir lieber kausalen Vererbungs- und Variationsforschung steht. Für eine historische Darstellung ist die Zeit noch nicht gekommen, auch ist noch manches in den logischen Grundlagen nicht so weit abgeklärt, daß man in wenigen Worten dazu Stellung nehmen könnte. Nur eines kann man schon heute sagen: es ist der neuen Richtung nicht erspart geblieben, in ein Extrem zu verfallen und alles, was nicht auf experimentellem Wege erforscht worden ist, mit Geringschätzung zu betrachten. Mag nun aber von den „vergleichenden“ Morphologen bei dem Haschen nach Homologien und nach Ahnenzuständen manchesmal gesündigt worden sein, die „experimentierenden“ Morphologen müssen doch mit der Tatsache rechnen, daß sich bei der Erforschung der Erscheinungen der Form nicht alle Faktoren variieren lassen, da die Existenz bestimmter, einmal gegebener Formen in diese Forschung eine idiographische Komponente hineinbringt.

Und so bringt denn eine logische Betrachtung der heutigen Morphologie eine Korrektur in die beiden extremen Gedankenkomplexe: wo die Neigung besteht, alles, was nicht experimentiert, aus der eigentlichen Wissenschaft auszuschließen, da muß darauf hingewiesen werden, daß die Morphologie nicht auf die Form der reinen Gesetzeswissenschaft gebracht werden kann. Wo aber die umgekehrte Tendenz besteht, dem Begriffe der „vergleichenden“ Morphologie einen methodologischen Sinn beizulegen, da muß durch historische Aufklärung dieser zu engen, weder logisch noch historisch berechtigten Auffassung entgegengetreten werden. Der moderne Begriff der Morphologie ist weit genug, um sämtliche Forschungen über die Formerscheinungen in der Tierwelt zu umfassen.

Literatur.

Assmann, E. W., *Quellenkunde der vergleichenden Anatomie als Vorläufer einer pragmatischen Geschichte der Zootomie. Braunschweig 1847.*
Blumenbach, *Handbuch der vergleichenden Anatomie. Göttingen 1805 und 1815.*
Boveri, T., *Die Organismen als historische Wesen. Rektoratsrede. Würzburg 1906.*
Braus, *Experimentelle Beiträge zur Morphologie. Leipzig 1906.*

Bronn, *Morphologische Studien über die Gestaltungsgesetze der Naturkörper überhaupt und der organischen insbesondere. Leipzig u. Heidelberg 1858.*
Burckhardt, R., *Geschichte der Zoologie. Leipzig 1907.*
Carus, J. V., *Geschichte der Zoologie. München 1872.*
— *System der tierischen Morphologie. Leipzig 1853.*
Cuvier, G., *Vorlesungen über vergleichende Anatomie. Deutsch von Froriep und Meckel. Leipzig 1809/10. 4 Bde.*
— *Le Règne animal distribué d'après son organisation, 1. Aufl., 1817.*
— *Geschichte der Naturwissenschaften seit 1789 bis auf den heutigen Tag. Deutsch von Wiese. Leipzig 1828/29.*
Driesch, H., *Von der Methode der Morphologie. Biologisches Centralbl., 1899.*
— *Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig 1893 (2. Aufl. 1911).*
Gegenbaur, C., *Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1859, 2. Aufl. 1870.*
— *Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morphologisches Jahrb., Bd. 1, 1876.*
— *Erlebtes und Erstrebtes. Leipzig 1902.*
Geoffroy Sainte-Hilaire, Isidore, *Vie, travaux et doctrine scientifique de Etienne Geoffroy Sainte-Hilaire. Paris 1847.*
Haeckel, E., *Generelle Morphologie. Berlin 1866.*
— *Systematische Phylogenie. Berlin 1895, Bd. 3.*
Hertwig, O., *Elemente der Entwickelungslehre. Jena 1910, 4. Aufl.*
— *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere. 3. Bd., 3. Teil. Jena 1906.*
Keibel, F., *Das biogenetische Grundgesetz und die Cänogenese. Ergebnisse d. Anatomie und Entwickelungsgesch., Bd. 7, 1897.*
Meckel, J. F., *System der vergleichenden Anatomie. Halle 1821/35. 6 Bde.*
Mehnert, *Kainogenesis, 1897, und Biomechanik, 1898.*
Schmidt, Oskar, *Die Entwickelung der vergleichenden Anatomie. Jena 1855.*
Schulz, E., *Prinzipien der rationellen vergleichenden Embryologie. Leipzig 1910.*
Siebold *und* **Stannius,** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Teil, Wirbellose, von Siebold, 1848.*
Tschulok, S., *Das System der Biologie in Forschung und Lehre. Jena 1910.*
Windelband, W., *Geschichte und Naturwissenschaft. Rektoratsrede. Straßburg 1894.*

Inhalt.

II. Abschnitt.

Zeugungslehre.

Von

Prof. **V. Haecker**, Halle a. S.

Mit 55 Figuren im Text.

I. Einleitung. Uebersicht der Fortpflanzungsarten.

Zeugung oder Fortpflanzung ist die von Elternorganismen ausgehende Neubildung von Individuen. Gewöhnlich ist damit eine Vermehrung der Gesamtzahl der Individuen verbunden. Es werden daher in der Regel die Worte Fortpflanzung, Zeugung und Vermehrung ungefähr in demselben Sinne gebraucht, wobei „Fortpflanzung" den allgemeinsten Begriff darstellt, „Zeugung" den eigentlich bewirkenden Akt und „Vermehrung" einen bestimmten Erfolg der Fortpflanzung bedeutet.

In der Welt der cellulär gebauten Organismen überhaupt kommen zwei Haupttypen der Fortpflanzung vor: die von Einzelzellen oder Auxocyten (den Individuen der Einzelligen und den Fortpflanzungszellen der Vielzelligen) ausgehende **cytogene** und die durch Zellenkomplexe, bei Einzelligen durch vielkernige Plasmamassen oder Plasmodien vermittelte **vegetative** Vermehrung.

Zu dem ersten Haupttypus gehören:

1) Die ungeschlechtliche (einelterliche) Vermehrung, Monogonie — besser vielleicht Monocytogonie[1]) — oder Agamogonie der Einzelligen, d. h. die durch Teilungsakte bewirkte und ohne Zellpaarungsprozesse vor sich gehende Vermehrung der Individuenzahl.

2) Die geschlechtliche (zweielterliche) Vermehrung, Amphigonie oder Gamogonie der Einzelligen, d. h. die mit Zellpaarungs- oder Konjugationsprozessen verbundene Vermehrungsart.

3) Die primäre Monogonie oder besser primäre Monocytogonie (ungeschlechtliche, einelterliche Vermehrung im engsten Sinne) der Vielzelligen, nämlich die von einzelnen Fortpflanzungszellen ausgehende, nicht mit Zellpaarungs- oder Befruchtungsakten verbundene Vermehrungsweise der Vielzelligen, soweit sie nicht

1) Die Ausdrücke Monogonie, monogone Fortpflanzung sind mehrdeutig, da sie, ebenso wie die Bezeichnung „ungeschlechtliche Vermehrung", vielfach in einem weiteren Sinn angewandt werden (s. unten). Vielleicht empfiehlt sich daher das in Anlehnung an den HARTMANNschen Ausdruck Cytogonie gebildete Wort Monocytogonie.

durch Rückbildung von Befruchtungsakten aus der geschlechtlichen Fortpflanzung entstanden sind. Ein Beispiel von weiterem vergleichend-fortpflanzungsgeschichtlichem Interesse stellt die Sporogonie der höheren Kryptogamen dar. Nach Ansicht einiger Forscher sind Spuren einer zurückgebildeten primären Monogonie auch bei vielzelligen Tieren zu finden.

4) Die geschlechtliche (zweielterliche) Vermehrung oder Amphigonie der Vielzelligen: die mit der Bildung dimorpher Fortpflanzungszellen und mit Befruchtungsakten verbundene Vermehrung.

5) Die von der Amphigonie abgeleiteten Formen der Jungfernzeugung oder Parthenogenesis und der Jugendzeugung oder Pädogenesis, bei welchen der Befruchtungsakt sekundär unterdrückt worden ist und demgemäß nur eine einzige Fortpflanzungszelle, nämlich die Eizelle, den Ausgangspunkt für die neue Generation bildet. Es können diese beiden Vermehrungsarten als sekundäre Monocytogonie zusammengefaßt werden.

Der zweite Haupttypus, die vegetative Vermehrung, ist bei den vielzelligen Wirbellosen unter den verschiedenen Formen der Querteilung, Längsteilung und Knospung weit verbreitet und findet in den Sprossungsvorgängen mancher vielkerniger (plasmodial gebauter) Einzelliger, sowie in der vegetativen Vermehrung (Sprossung, Brutknospenbildung) der höheren Pflanzen ein Seitenstück.

Neben der hier durchgeführten Einteilung wird auch jetzt noch vielfach zwischen geschlechtlicher (zweielterlicher, amphigoner) und ungeschlechtlicher (einelterlicher, monogoner) Fortpflanzung unterschieden. Zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung in diesem weitesten Sinne werden dann alle Vermehrungsarten gerechnet, die nicht mit Konjugations- oder Befruchtungsakten verbunden sind, also die Monogonie der Einzelligen, die primäre und sekundäre Monogonie der Vielzelligen und die vegetative Vermehrung.

Vielfach sind mehrere Fortpflanzungsarten miteinander kombiniert, in der Weise, daß sie mehr oder weniger regelmäßig miteinander abwechseln und also ein Generationswechsel stattfindet. Es kommen bei den cellulär gebauten Organismen drei verschiedene Formen des Generationswechsels vor:

1) Der primäre Generationswechsel als Wechsel zwischen Amphigonie und primärer Monocytogonie, so der Generationswechsel der Einzelligen, Mesozoen (Volvox globator, Dicyemiden und Orthonectiden) und höheren Kryptogamen.

2) Der regressive Generationswechsel (Heterogonie) als Wechsel zwischen der Amphigonie und der sekundären, durch Rückbildung des Befruchtungsprozesses entstandenen Monocytogonie, z. B. der Generationswechsel der Trematoden und Cladoceren.

3) Der progressive Generationswechsel (Metagenesis) als Wechsel zwischen der Amphigonie und der vegetativen Fortpflanzung, welch' letztere gegenüber der cytogenen Vermehrung als Neuerwerb zu betrachten ist, z. B. der Generationswechsel der Hydroidpolypen und Salpen.

Im folgenden sollen die bei den einzelligen Tieren (Protozoen) und bei den wirbellosen Vielzelligen (wirbellosen Meta-

zoen) verbreiteten Fortpflanzungsweisen behandelt werden, wobei jedoch einige auf die Geschlechtszellen bezügliche Beispiele dem Gebiete der Wirbeltiere entnommen werden.

II. Fortpflanzung durch Einzelzellen (Cytogonie).

A. Die Fortpflanzung der Einzelligen.

a) Allgemeines über die Vermehrung durch Zweiteilung oder mittels Auxontenbildung (Hemitomie und Polytomie).

Bei den rein hemitomen Einzelligen, bei welchen als einziger Teilungsmodus die symmetrische Zweiteilung von Kernsubstanz und Zellplasma vorkommt, stellt jeder Zellteilungsakt einen wirklichen, zur alsbaldigen Individualisierung der Teilprodukte und zur Vermehrung der Individuenzahl führenden Fortpflanzungsakt dar. Es können demnach sämtliche Zellen direkt mit den reifen Fortpflanzungszellen der Vielzelligen verglichen werden und es treten keine Zellgenerationen auf, welche den Stamm-, Ur- und Mutterzellen der Fortpflanzungszellen entsprechen, und also auch keine Vorgänge, die der Entwickelung der Fortpflanzungszellen der Vielzelligen, der Gametogenesis, homolog zu setzen sind.

Es ist sehr fraglich, ob in irgendeiner Gruppe von Protozoen Verhältnisse von dieser idealen Einfachheit vorkommen. Sind doch auch bei denjenigen Formen, bei welchen die Zweiteilung in besonders typischer Form auftritt, also bei vielen Flagellaten und bei den meisten Infusorien, zwischen die eigentlichen Vermehrungsprozesse gewisse, allerdings rudimentäre Teilungsvorgänge (die Reifungsteilungen) eingeschaltet, welche nicht zur Bildung neuer Individuen führen. Es stellt also nicht einmal bei diesen Formen jeder Teilungsakt einen zur Vermehrung der Individuenzahl führenden Fortpflanzungsprozeß dar.

Bei der Fortpflanzung der meisten Protozoen spielt nun aber die Zweiteilung in der erwähnten einfachen Form und die damit verbundene sofortige Individualisierung der Teilprodukte, falls ein solcher Prozeß überhaupt vorkommt, gar nicht die dominierende oder ausschließliche Rolle, die ihr früher in allgemeinen Darstellungen zugeschrieben wurde. Vielmehr findet man als eine sehr weitverbreitete Erscheinung Zustände, in denen eine größere Zahl von Teilungsprodukten kürzere oder längere Zeit miteinander in Verbindung bleiben und auf diese Weise vielkernige Plasmamassen (Plasmodien) oder Haufen von locker miteinander verbundenen Zellen (Kolonien) bilden.

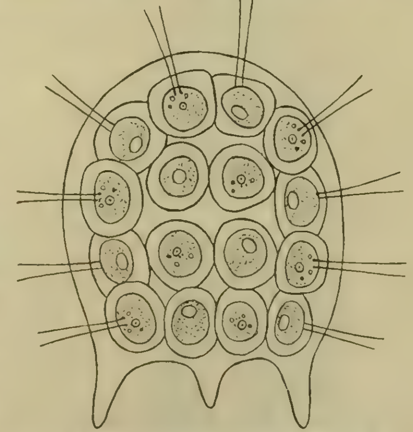


Fig. 1. **Platydorinakolonie** nach Kofoid.

Diese Zustände, die man vielleicht zweckmäßig als Auxonten bezeichnen kann, entstehen entweder 1) auf dem Wege einer sukzessiven Zweiteilung der ganzen Zellen (Volvocineen, Fig. 1), oder 2) durch

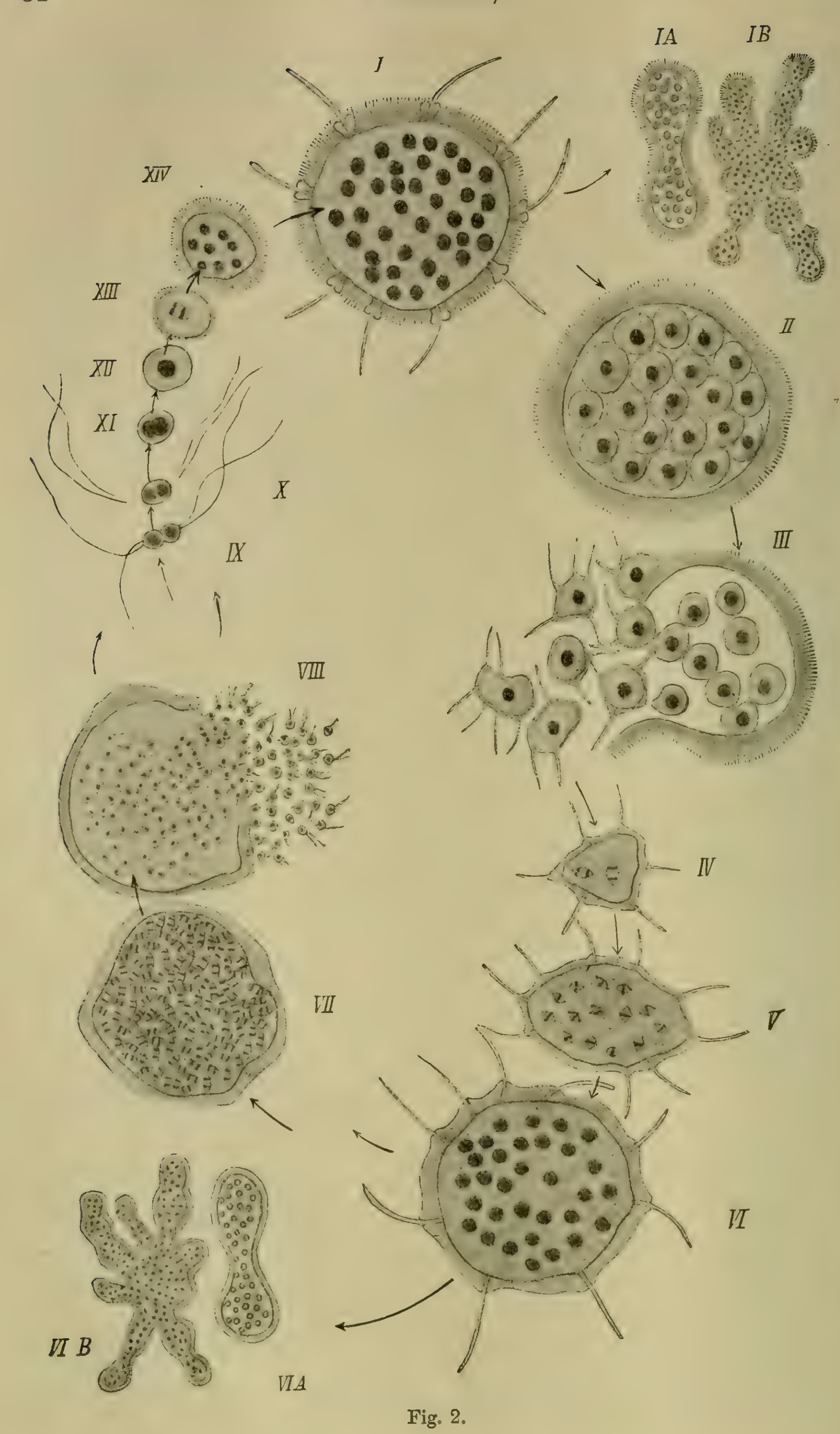


Fig. 2.

Fig. 2. **Schematische Darstellung des Zeugungskreises von Trichosphaerium sieboldi** SCHN. *I* ausgebildeter **Agamont** (Amphiont), *IA* und *IB* vegetative Vermehrung des Agamonten, *II—III* Schlußakt der ungeschlechtlichen oder agamogonen Vermehrung: Zerfall des Agamonten in die Agameten, *IV* jugendliches Geschlechtsindividuum oder Gamont, *V—VI* Entwickelung zum ausgebildeten Gamonten, *VIA* und *VIB* vegetative Vermehrung des Gamonten, *VII* Gamont in lebhafter Kernvermehrung, *VIII* vorletzter Akt der geschlechtlichen oder gamogonen Vermehrung: Zerfall des Gamonten in die Gameten und Ausschwärmen der letzteren, *IX—XII* letzter Akt der geschlechtlichen Vermehrung: Karyogamie je zweier Gameten, *XIII* Bildung der Stäbchenhülle und erste Kernteilung im jungen Agamonten, *XIV* junger Agamont etwas weiter ausgebildet. Aus LANG nach SCHAUDINN. Terminologie in Anlehnung an HARTMANN abgeändert.

Sporenbildung (multiple Teilung, Zerfallteilung, Polytomie), in diesem Falle entweder durch rasch aufeinander folgende, zur Bildung sehr kleiner Abkömmlinge führende Zellteilungsakte oder auch durch sukzessive Kernteilungen und simultane Zellteilung (Trichosphaerium, Fig. 2; „Gänseblümchenform" der Malariaparasiten), oder endlich 3) durch eine modifizierte Form der Sporenbildung, nämlich durch Auflösung eines Primärkerns in Teilkerne (Einzelknäuel, Chromidien) und nachfolgenden Zerfall des Plasmas (Radiolarien)[1]. Die Auxonten liefern ihrerseits unter vollständigem oder teilweisem Zerfall kleine, selbständige, vielfach als Schwärmsporen erscheinende Zellindividuen.

Wenn die aus der endgültigen Auflösung der Auxonten hervorgehenden Einzelzellen oder Auxocyten ohne paarweise Verbindung (Konjugation) zu weiterer Vermehrung gelangen, also Agameten darstellen, so werden die Auxonten als Schizonten (SCHAUDINN 1899), Amphionten (LANG 1901) oder Agamonten (HARTMANN 1903) bezeichnet; sind ihre Produkte auf den Konjugationsakt eingerichtet, sind diese also Gameten, so werden die Auxonten Sporonten (SCHAUDINN), Mononten (LANG) oder Gamonten (HARTMANN) genannt.

Auf gewisse Schwierigkeiten, welche einer allgemeinen Verwendung der Bezeichnungen Sporonten, Mononten und Amphionten entgegenstehen, hat HARTMANN (Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904) hingewiesen und dabei seinerseits die zweckmäßigeren Ausdrücke Agamonten und Gamonten vorgeschlagen. Es sollen im folgenden diese Bezeichnungen angewandt werden.

Zuweilen zeigen die Agamonten und Gamonten eine nicht ganz eindeutig als Dimorphismus bezeichnete Verschiedenheit (z. B. Dimorphismus der Schalengestalt bei Foraminiferen), häufiger sind die Agameten und Gameten voneinander unterschieden, so bei manchen Foraminiferen, bei welchen den rhizopodenähnlichen Agameten die als Geißelschwärmer geformten Gameten gegenüberstehen, oder bei den Coccidien und Hämosporidien (Fig. 3), wo zu dem Unterschiede zwischen

1) Bezüglich der Terminologie der verschiedenen Typen von Sporenbildungsvorgängen besteht noch keine Uebereinstimmung. Ich möchte vorschlagen, den auch von LANG (1901, S. 195) beanstandeten HAECKELschen Ausdruck Conitomie als wenig bezeichnend auszuschalten und die geläufigen Bezeichnungen Sporenbildung und multiple Teilung in dem oben angenommenen allgemeinen Sinne anzuwenden. In demselben Sinne hat LANG den Ausdruck Zerfallteilung benutzt und ebenso dürfte es zweckmäßig sein, den von HAECKEL in einem sehr speziellen Sinne angenommenen Ausdruck Polytomie als gleichbedeutend mit Sporenbildung zu gebrauchen, um das handliche Adjektivum polytom zur Verfügung zu haben.

Agameten und Gameten noch die sexuelle Differenzierung der letzteren hinzukommen kann (s. auch unten).

Für die vergleichende Fortpflanzungsgeschichte ist die Entwickelung mittels Auxonten-ähnlicher Zustände, also die ganz oder teilweise polytome Entwickelung, wie man im Gegensatz zur hemitomen sagen kann, deshalb von Bedeutung, weil die fertigen Auxonten mit dem im Zustande vollkommener Geschlechtsreife stehenden Gesamtorganismus der Vielzelligen verglichen werden können; weil ferner die Entstehung der Auxonten aus einem ursprünglich einzelligen Individuum und ihre weitere Entwickelung offenbar der Gametogenesis, d. h. den zur Bildung der reifen Geschlechtszellen führenden Teilungs- und Differenzierungsprozessen anolog ist und ihre Zerfallsprodukte den Fortpflanzungszellen der höheren Organismen entsprechen.

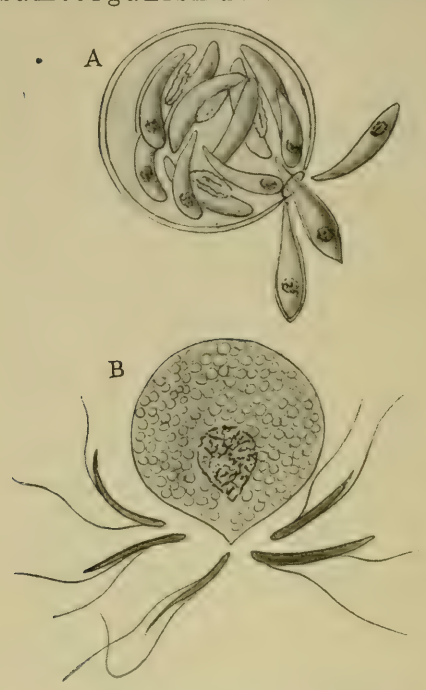


Fig. 3. Freiwerdende Agameten (A) und der von Mikrogameten umschwärmte Makrogamet (B) von **Coccidium schubergi.** Nach Schaudinn.

Ein Unterschied besteht hauptsächlich darin, daß bei der Entwickelung des vielzelligen Organismus aus dem einzelligen Ausgangsstadium neben den der Vermehrung dienenden Elementen auch somatische, der Ernährung und Erhaltung des Individuums und seines Fortpflanzungsapparates dienende Zellen gebildet werden. Der Unterschied wird indessen überbrückt durch die sogenannten Mesozoen (Volvox globator, Dicyemiden, Orthonectiden), bei welchen in einfachster Form die Differenzierung von Geschlechts- und Somazellen hervortritt und die Entstehungsgeschichte der Geschlechtszellen sehr an die Verhältnisse bei den Metazoen erinnert.

b) Die Reifungsteilungen der Protozoen und ihre morphologische Bedeutung [1]).

An die Gametogenesis der vielzelligen Tiere, und zwar speziell an die Periode der Ei- und Samenreife wird man besonders auch dann erinnert, wenn bei den Einzelligen die Entstehung der Gameten

1) Seit einer Reihe von Jahren habe ich versucht, den Beziehungen nachzugehen, welche die Reifungserscheinungen der Einzelligen, diejenigen der Vielzelligen, sowie die Sporenbildungsprozesse zueinander aufweisen (1897, 1898, 1911). Den eigentlichen Schlüssel für diese Zusammenhänge glaube ich inzwischen in den Fortpflanzungsvorgängen der polytomen Protozoen gefunden zu haben, so daß es mir nunmehr möglich erscheint, eine abgerundete Darstellung dieser Verhältnisse zu geben.

mit vorbereitenden, zur Bildung abortiver Kerne führenden Teilungen verbunden ist. Solche Teilungen, für welche jetzt allgemein die zunächst für die Vielzelligen gültige Bezeichnung Reifungsteilungen („Reduktionsteilungen“, Richtungskörperbildung) angewandt wird, treten besonders ausgeprägt bei der Fortpflanzung der ganz oder teilweise hemitomen Formen als Einleitung zu den Konjugationsprozessen hervor. Bekannte Beispiele bilden die Heliozoen, bei denen in jedem der konjugierenden Paarlinge der Kern an die Peripherie tritt und sich hier zweimal hintereinander unter Bildung eines abortiv werdenden „Reduktionskerns“ teilt (Fig. 4), sowie die Infusorien, deren Kleinkern auf Grund zweier vorbereitender Teilungen den Geschlechtskern und drei der Resorption anheimfallende Kerne liefert (Vorreife, progametische Reife).

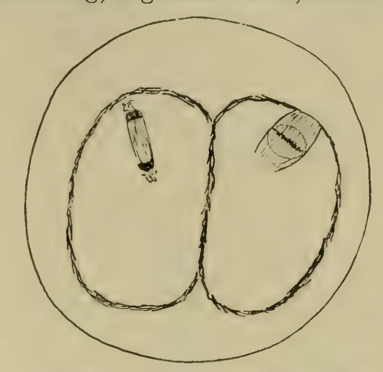


Fig. 4. Richtungskörperbildung bei **Actinophrys**. Nach SCHAUDINN.

Aehnliche, mit der Bildung abortiver Kerne verbundene Teilungsprozesse treten zuweilen, so bei den Infusorien (Fig. 5), sowie auf botanischem Gebiet bei manchen Algen, auch nach dem Konjugationsprozeß auf (Nachreife, metagametische Reife).

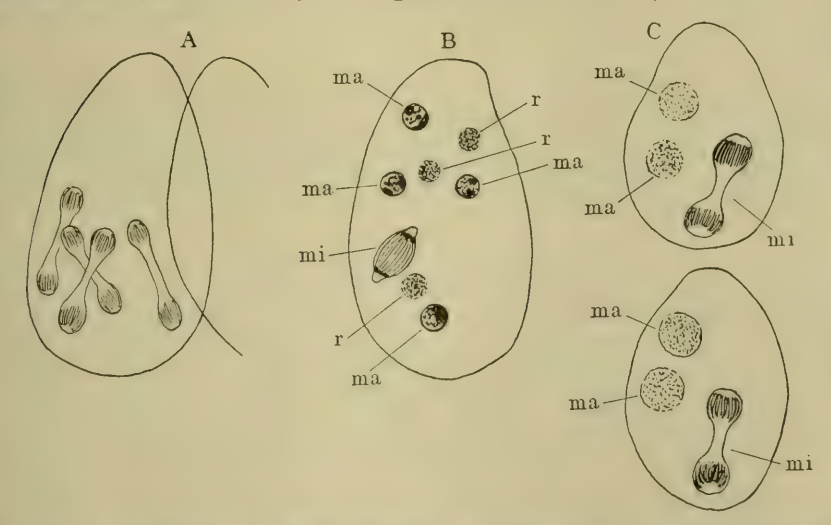


Fig. 5. Nachreife von **Paramaecium**. A Dritte Teilung des Kopulationskerns. B Vier Kerne wachsen zu Macronuclei (*ma*) aus, drei gehen zugrunde (*r*), der achte teilt sich (*mi*). C Entstehung zweier Tochterzellen mit je zwei Macronuclei (*ma*) und einem Micronucleus (*mi*), der sich aufs neue teilt. Bei der folgenden Zellteilung erhält jede Enkelzelle je einen Macro- und einen Micronucleus. Nach DOFLEIN.

Auch bei Formen mit polytomer Vermehrung finden sich zuweilen noch Vorgänge, die durchaus an die Reifungsvorgänge der Vielzelligen erinnern (Mikrogametenbildung von Adelea, Fig. 6 A), nicht selten zeigen sich aber nur darin Anklänge, daß bei der multiplen Teilung

oder Sporenbildung die beiden letzten oder der letzte, der Konjugation unmittelbar vorangehende Teilungsakt zeitlich und unter Umständen auch histologisch besonders akzentuiert ist (Allogromia, Foraminiferen, vielleicht auch Coccidium schubergi), während in anderen Fällen sämtliche Schritte der polytomen Vermehrung gleichmäßig zu verlaufen scheinen (Trichosphaerium).

Auch bei der ungeschlechtlichen Vermehrung von polytom sich teilenden Formen kann der letzte Teilungsschritt besonders akzentuiert sein, so besonders bei der Coccidie Adelea ovata (Fig. 6 B).

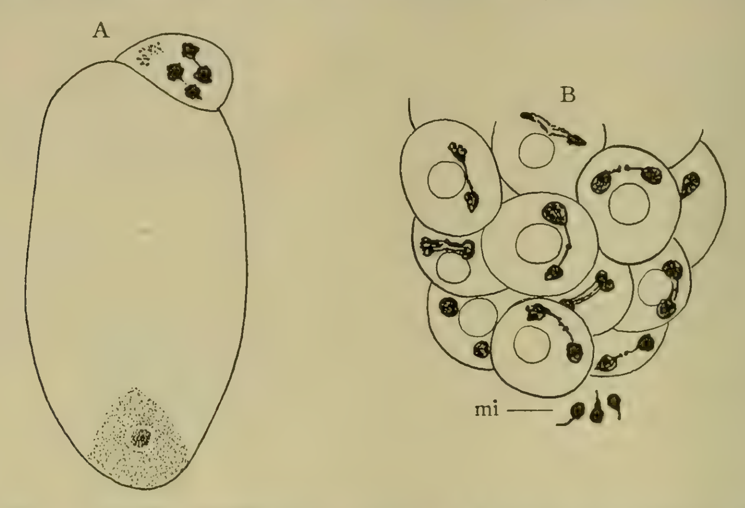


Fig. 6. A Zweiter Kernteilungsakt in dem dem Makrogameten anliegenden Mikrogametocyten. Einer der vier Kerne führt die Konjugation aus, die drei anderen sind noch eine Zeitlang an der Oberfläche des Makrogameten zu beobachten (B, *mi*) und gehen dann zugrunde. B Letzte (akzentuierte) Teilung bei der ungeschlechtlichen Vermehrung von **Adelea**. Nach Siedlecki.

Es finden sich also hier an der nämlichen Stelle, an welcher bei Heliozoen und Infusorien typische Reifungsteilungen mit Bildung abortiver Kerne vorkommen, in wenig oder gar nicht modifizierter Form die letzten Teilungsakte des Sporenbildungsprozesses, wie denn überhaupt bei den Protozoen die Bildung abortiver Kerne und multiple Zellteilungsprozesse an homologen Stellen füreinander eintreten können.

Beispielsweise gehen bei Trypanosoma noctuae, abgesehen von den auch hier vorhandenen typischen Reifungsprozessen, bei der Entwickelung der weiblichen Tiere die acht durch multiple Teilung des Kleinkerns entstandenen (je aus einem größeren und einem kleineren Kern bestehenden) „Kerngruppen“ zugrunde (Fig. 7), während in den männlichen Individuen ein typischer multipler Zellteilungs- oder Sporenbildungsprozeß stattfindet, wobei die acht den obigen entsprechenden Kerngruppen den Ausgangspunkt für die Entstehung der männlichen Gameten bilden (Fig. 8).

Nach dem Gesagten ergeben sich also sehr enge Beziehungen zwischen den Reifungsteilungen und Sporenbildungsvorgängen, und so dürfte die Ansicht wohlbegründet sein, daß wenigstens bei den Proto-

zoen die Reifungsvorgänge den Charakter von rudimentären Sporenbildungsprozessen haben.

Auch bei niedrigen Algen ergeben sich Beziehungen ähnlicher Art (OLTMANNS) und auch die Aehnlichkeit, welche Reifungsvorgänge der Metazoen und höheren Pflanzen mit den Sporenbildungsprozessen der Gefäßkryptogamen zeigen, weisen auf den nämlichen Zusammenhang hin.

Wenn die bei der Reifung erfolgende Bildung rudimentärer Kerne wirklich ein Homologon der Sporenbildungsprozesse darstellt, so

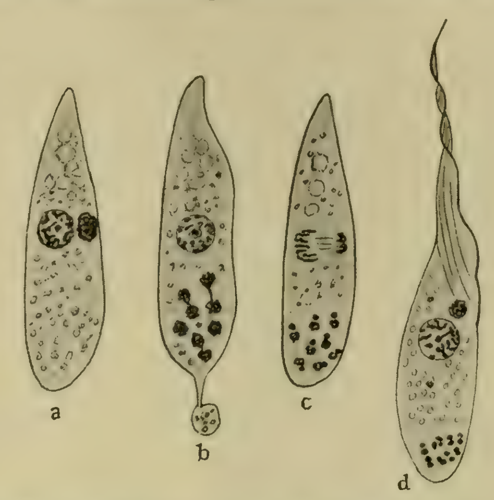


Fig. 7. Entwickelung des **weiblichen Trypanosoma noctuae.** a Stadium mit zwei Kernen. b Der kleinere Kern läßt durch Teilung 8 Kerne entstehen. c Jeder der 8 Kleinkerne produziert mittelst heteropoler Teilung einen sehr kleinen Schwesterkern: Bildung der 8 „Kerngruppen“; der große Kern läßt ebenfalls mittelst heteropoler Teilung einen kleinen Schwesterkern, den Blepharoplasten, entstehen. d Ausgebildeter Makrogamet mit Großkern, Blepharoplast, Geißelapparat und den 8 zugrunde gehenden Kerngruppen. Nach SCHAUDINN.

würde daraus speziell für die Infusorien noch der Schluß abzuleiten sein, daß sowohl das in der Vor-, wie das in der Nachreife befindliche Individuum gewissermaßen einen rudimentären Auxontenzustand darstellt, so daß also wenigstens bezüglich dieser Phasen die Vermehrungsvorgänge der Infusorien gegenüber der polytomen Ver-

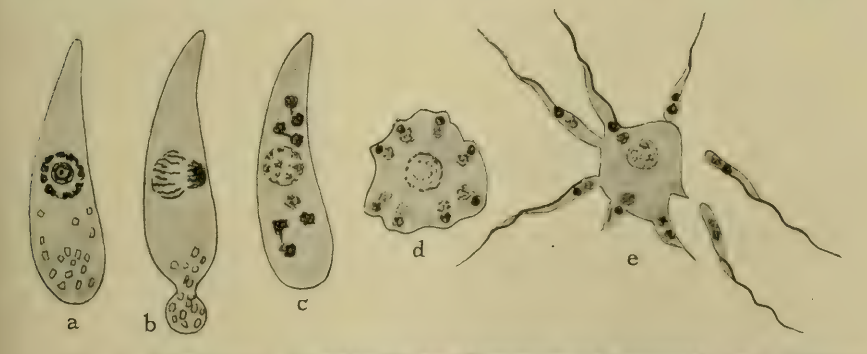


Fig. 8. Entwickelung des **männlichen Trypanosoma noctuae.** a—c Bildung der 8 „Kerngruppen“ wie im weiblichen Tier. d Periphere Anordnung der Kerngruppen. e Bildung der 8 Mikrogameten. Nach SCHAUDINN.

mehrung anderer Protozoen ein abgeleitetes Verhältnis darstellen würden. Von dieser Auffassung aus würde also der oben (S. 56) angestellte Vergleich zwischen den Auxonten und den Vielzelligen in gewisser Hinsicht auch auf die Infusorien ausgedehnt werden können.

c) Ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung, Generationswechsel.

Sowohl bei rein polytomer, als auch bei gemischter und bei vorwiegend hemitomer Fortpflanzung werden die Vermehrungsvorgänge in periodischer oder auch in mehr unregelmäßiger, von den Lebensbedingungen stärker beeinflußter Weise durch Geschlechtsakte unterbrochen. Diese der Befruchtung der Vielzelligen entsprechenden Vorgänge bestehen in der Paarung je zweier Zellen und werden als Konjugation (im weiteren Sinne) bezeichnet. Die sich paarenden Zellen werden Gameten und der im Falle einer dauernden Vereinigung der Gameten zustande kommende Keim Zygote genannt.

Diejenigen Vermehrungsprozesse, welche mit der Konjugation je zweier Zellen in engerem Zusammenhang stehen, werden als geschlechtliche Fortpflanzung, Sporogonie, Amphigonie, Gamogonie, von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung, Schizogonie, Monogonie, Agamogonie, welche nicht mit Konjugationsakten verbunden ist, unterschieden.

Bezüglich der Verwendung der Ausdrücke: Monogonie und Amphigonie bei Lang s. unten.

Wenn die genannten beiden Hauptformen der Vermehrung in regelmäßiger Folge alternieren, so daß immer ein oder mehrere ungeschlechtliche Vermehrungsakte durch einen geschlechtlichen abgelöst werden, so wird von einem (primären) Generationswechsel gesprochen und die ganze, zum Ausgangspunkt zurückkehrende Kette oder Periode von ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Prozessen als Zeugungskreis oder Fortpflanzungszyklus bezeichnet.

Welche Phasen des Zeugungskreises der ungeschlechtlichen und welche der geschlechtlichen Vermehrung zugerechnet werden, darüber können in einzelnen Fällen Zweifel bestehen. Am klarsten liegen die Verhältnisse im Falle der rein polytomen Vermehrung, insbesondere bei Trichosphaerium, bei den Foraminiferen und in ähnlicher Weise bei Coccidium schubergi. Hier ist der aus der Zygote sich entwickelnde, also geschlechtlich erzeugte Auxont (Fig. 2, *I*) als ungeschlechtliche Generation, ungeschlechtliches Individuum oder Agamont zu bezeichnen. Ferner stellen die Teilungen, durch welche der Agamont aus dem einzelligen Zustande (der Zygote) hervorgeht (*XIII*—*XIV*), die vorbereitenden Akte der **ungeschlechtlichen** Vermehrung dar, während die Zerfallteilung, durch welche der fertig gewordene Agamont in die Agameten zerlegt wird (*III*), ihren Schlußakt bildet. Aus den Agameten kann sodann auf ungeschlechtlichem Wege wieder eine ungeschlechtliche Generation, ein Agamont, hervorgehen oder es kann aus ihnen eine Geschlechtsgeneration, ein geschlechtliches Individuum oder Gamont (*VI*) entstehen. Die zur Entwickelung dieser Gamonten und schließlich zur Bildung der Gameten selbst führenden Teilungsprozesse (*IV*—*VII*), sowie der von den Gameten vollzogene Konjugationsvorgang (*IX*) stellen zusammen die Reihe der **geschlechtlichen** Vermehrungsakte dar. Die Gamonten sind entweder in geschlechtlicher Hinsicht nicht differenziert (Foraminiferen, Trichosphaerium) oder geschlechtlich dimorph (Coccidium).

Bei dieser, im wesentlichen schon von SCHAUDINN und HARTMANN vertretenen Auffassung würde eine weitgehende Uebereinstimmung mit der Terminologie bestehen, wie sie bei Vielzelligen, insbesondere beim primären Generationswechsel eines Farnkrautes oder beim sekundären eines Wasserflohes oder einer Blattlaus Anwendung findet: hier wird nämlich das befruchtete Ei, genau wie bei Trichosphaerium die Zygote (Fig. 2, *X*), als das Ausgangsstadium der ungeschlechtlichen Generation betrachtet, während alle zur Bildung der Sporen bzw. parthenogenetischen Eier führenden Teilungsprozesse als ungeschlechtliche Vermehrung aufgefaßt werden. Ferner bedeutet bei den Vielzelligen das aus der Spore oder dem parthenogenetischen Ei hervorgehende Individuum, ebenso wie der aus den Agameten von Trichosphaerium hervorgehende Gamont (Fig. 2, *VI*), die geschlechtliche Generation, während die Gesamtheit der zur Bildung ihrer Fortpflanzungselemente führenden Prozesse zusammen mit dem Befruchtungsprozeß selber die geschlechtliche Vermehrung darstellt.

Diese terminologische Uebereinstimmung geht verloren, wenn bei den Protozoen für die oben als ungeschlechtliche Vermehrung (Schizogonie, Agamogonie) bezeichnete Kette von Vorgängen der Ausdruck Amphigonie und für die als geschlechtliche Vermehrung (Sporogonie, Gamogonie) zusammengefaßten Prozesse die Bezeichnung Monogonie angewandt wird (LANG 1901). Vgl. auch HARTMANN 1904.

Bei den Infusorien werden meist auch die der Konjugation folgenden, ebenfalls mit rudimentären Teilungsprozessen verbundenen Vermehrungsvorgänge (S. 57, Fig. 5) zur geschlechtlichen Phase des Zeugungskreises gerechnet. Es werden dann innerhalb der geschlechtlichen Phase die progametischen Reifungsteilungen und die metagametischen, der Befruchtung folgenden Teilungen (Nachreife) unterschieden. Auf diese Weise ist es aber schwer, die Vorgänge bei den Infusorien mit denjenigen bei Trichosphaerium und anderen polytomen Formen in Parallele zu bringen. Faßt man jedoch, wie dies oben geschehen ist, das in Nachreife befindliche Infusor als einen rudimentären Auxontenzustand auf, so stellt sich eine viel größere Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei Trichosphaerium und den Foraminiferen heraus, insofern man dann nur die progametischen Teilungen zur geschlechtlichen Phase zu rechnen, die metagametischen Teilungen dagegen einer ersten ungeschlechtlichen, zum Teil rudimentär gewordenen Generation zuzuweisen hätte.

Aehnliche Verschiedenheiten in der Auffassung liegen bis jetzt noch bezüglich der Coccidien (Eimeria schubergi) und Hämosporidien vor. Vgl. HARTMANN 1904.

Wie erwähnt, ist auch für die zwischen Protozoen und Metazoen stehenden Mesozoen, soweit ihre Fortpflanzungsgeschichte bekannt ist, ein primärer, zwischen Agamogonie (Monocytogonie) und Gamogonie (Amphigonie) alternierender Generationswechsel anzunehmen. Insbesondere gilt dies für Volvox und (nach HARTMANN) für die Dicyemiden und wahrscheinlich auch für die Orthonectiden.

d) Verschiedene Formen der Konjugation.

Die Konjugation kann entweder in einer dauernden und totalen Verschmelzung der beiden Gameten und ihrer Kerne (totale Konjugation, Karyoplasmogamie, Kopulation)

bestehen, in welchem Fall das Verschmelzungsprodukt meist als Zygote bezeichnet wird. Oder es ist die Verbindung nur eine vorübergehende und die Paarlinge gehen nach Austausch von Kernsubstanzen als Exkonjuganten auseinander (partielle Konjugation, reine Karyogamie, Konjugation im engeren Sinne). Dieser Fall trifft für die meisten Infusorien zu, bei welchen der Micronucleus oder Geschlechtskern jedes Paarlings nach zweimaliger vorbereitender Teilung (s. oben) auf Grund eines dritten Teilungsaktes zwei generative Kerne, den stationären Kern und den Wanderkern, liefert. Der Wanderkern jedes Paarlings tritt in den anderen Paarling über und vereinigt sich mit dessen stationärem Kern, worauf die Trennung der Gameten stattfindet.

Während bei vielen Formen die Gameten gleich groß sind (Isogameten), besteht bei anderen insofern eine größere Aehnlichkeit mit dem Befruchtungsvorgang der Vielzelligen, als die Gameten hinsichtlich ihrer Größe, Form und Beweglichkeit, Unterschiede, ähnlich denjenigen zwischen Samenzelle und Ei, zeigen (Anisogameten, Mikro- und Makrogameten; Fig. 3, B). Im ersteren Fall wird die Konjugation als Isogamie (Homogamie), im letzteren als Anisogamie (Heterogamie) bezeichnet.

Eine Besonderheit mancher Protozoen ist die Autogamie, die Wiedervereinigung zweier Schwesterzellen (Heliozoen) oder Schwesterkerne (Entamoeba) nach vollzogenen Reifungsprozessen, ein Vorgang, der sich allenfalls mit der Vereinigung von Eikern und zweitem Richtungskörper bei manchen parthenogenetischen Eiern vergleichen läßt.

B. Die Fortpflanzung durch Einzelzellen (Cytogonie) bei vielzelligen Wirbellosen. Die Amphigonie und die von ihr abgeleiteten Formen.

a) Entstehung der Geschlechtszellen (Gametogenesis).

Bei vielen Wirbellosen lassen sich die Keimzellen, wie man ganz allgemein die Ausgangselemente oder Aszendenten der befruchtungsfähigen Geschlechtszellen im Gegensatz zu den somatischen, Soma-, Körper- oder Gewebszellen nennt, von sehr frühen Stadien der Embryonalentwickelung an verfolgen. In einzelnen Fällen ist es sogar möglich, auf Grund bestimmter, entweder in den „ruhenden“ Zellen, oder bei ihrer Teilung auftretender histologischer Eigentümlichkeiten die ganze Zellenfolge festzustellen, welche von dem befruchteten Ei bis zu den ersten rein germinativen Zellen führt, d. h. denjenigen Zellen, deren Abkömmlinge nur noch aus rein propagatorischen Elementen, bzw. aus abortiv gewordenen oder einem Funktionswechsel unterworfenen Keimzellen (Nährzellen, Richtungskörpern usw.) bestehen.

Man bezeichnet jene Zellenfolge, in welcher also Schritt für Schritt die Reinigung des germinativen Materials von ekto-, ento- und mesodermalen Elementen vor sich geht, als Keimbahn schlechtweg oder besser vielleicht als somato-germinative (differentielle) Keimbahnstrecke, die Zellen dieser Folge werden Stammzellen, die ersten Generationen der rein germinativen Elemente Urgeschlechtszellen oder Urgenitalzellen genannt. Vielfach erscheint es zweckmäßig, die allererste rein germinative Zelle als Urgeschlechtsmutterzelle von ihren unmittelbaren Abkömm-

lingen, den Urgeschlechtszellen im engeren Sinne, zu unterscheiden. Derjenige Teilungsschritt, welcher die Urgeschlechtsmutterzelle vom somatischen Zellenmaterial abscheidet, ist beispielsweise bei Chironomus der 2., bei Cecidomyia der 3., bei den Copepoden der 4., beim Pferdespulwurm der 5. oder 6. In der Regel geht aus der Urgeschlechtsmutterzelle zunächst nur eine beschränkte Zahl von Urgeschlechtszellen (2, 4, 8) hervor. Diese treten dann in eine längere Ruheperiode ein, um erst in späteren Entwicklungsstadien, bei der Bildung der Geschlechtsdrüsen oder Gonaden, die Teilungstätigkeit wieder aufzunehmen.

Die Stammzellen der Urgeschlechtszellen können nach vier verschiedenen Richtungen hin von den übrigen Embryonalzellen unterschieden sein[1]):

1) Ihr Zellplasma ist durch Anhäufungen von färbbaren, in Körnchen-, Brocken- oder Wolkenform auftretenden Substanzen als ein besonderes Keimbahnplasma ausgezeichnet (Fig. 9, *n*, *a*; Fig. 10, *k*). Bei den Copepoden und bei Chironomus ist das Keimbahnplasma schon im ungeteilten Ei nachzuweisen, um dann eben durch die Keimbahnzellen von Zellgeneration zu Zellgeneration übermittelt zu

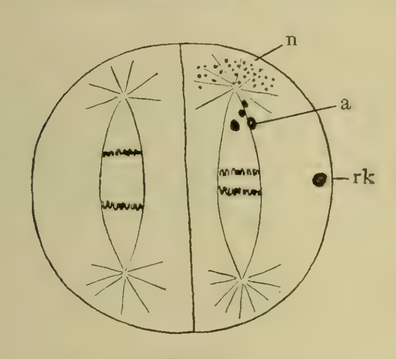


Fig. 9.



Fig. 10.

Fig. 9. Geschlechtszellendifferenzierung bei **Copepoden (Cyclops distinctus)**. Uebergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium. In der körnchenführenden Stammzelle die alten, beim ersten (*a*) und die neuen, beim zweiten Teilungsakt (*n*) gebildeten Ektosomen, sowie der eingewanderte zweite Richtungskörper (*rk*). Nach Amma.

Fig. 10. Uebergang vom Vier- zum Achtzellenstadium im **Chironomus-Ei**. Am unteren Pol die sich teilende Urgeschlechtsmutterzelle mit ektosomenähnlichen Körnchen (*k*). Nach Hasper.

werden. Bei den Copepoden werden die färbbaren Substanzen (Ektosomen, Außenkörnchen) bei jedem Teilungsschritt aufs neue abgeschieden, während bei anderen Formen eine kontinuierliche Ueberlieferung der „chromophilen Substanz" stattfindet.

2) Die Keimbahnzellen üben auf gewisse mobile Körper von offenbar mehr passiver Beschaffenheit eine größere Anziehungskraft als die übrigen Embryonalzellen aus: so bei den Copepoden auf den

1) Zusammenstellungen von anderen Gesichtspunkten aus haben Korschelt und Heider (Lehrb., Allg. Teil) und Buchner (1910) gegeben.

im Ei zurückbehaltenen zweiten Richtungskörper (Fig. 9, *rk*), bei den Cladoceren auf eine Zelle unsicheren Ursprungs („Kopulationszelle“), bei parasitischen Hymenopteren auf den zurückgebliebenen Keimbläschen-Nucleolus („Metanucleolus“), bei Sagitta auf einen kompakten, stark färbbaren („nukleoliden“) Körper, der als der umgewandelte Kern einer eingewanderten Epithelzelle gedeutet wird.

3) Die Keimbahnzellen bleiben hinsichtlich ihrer Teilungsgeschwindigkeit hinter den übrigen Embryonalzellen zurück („zunehmende Phasendifferenz“ der Keimbahnzellen), so besonders deutlich bei den Copepoden (Fig. 9) und bei Sagitta.

4) Die Keimbahnzellen sind durch die Festhaltung des in der ersten Furchungsteilung auftretenden Teilungsmodus (einer Abart der sogenannten heterotypischen Mitose) gekennzeichnet, so bei Ascaris (Fig. 11, P_1) und bei den Copepoden. Bei ersterem (Fig. 11) sind auch die jeweiligen Schwesterzellen der Stammzellen durch Besonderheiten im Kernteilungsverlauf, und zwar durch die sogenannte Diminution ausgezeichnet. Dieser Vorgang besteht darin, daß in der Aequatorebene der Teilungsfigur von jedem Chromosom die verdickten Enden abgestoßen werden (Fig. 11, S_1), während der mittlere Fadenabschnitt sich in eine größere Zahl sehr kleiner Chromatinkörner segmentiert. Im weiteren Verlaufe der Teilung sind es allein die kleinen Körnchen, welche durchgeteilt werden und deren Spalthälften die dizentrische Wanderung nach den beiden Zellteilungspolen ausführen, während die großen Endabschnitte nach rudimentären Durchteilungsversuchen im Cytoplasma der Reduktion anheimfallen.

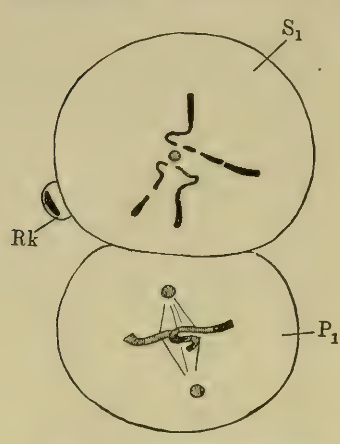


Fig. 11. Uebergang vom Zwei- zum Vierzellenstadium im **Ascaris-Ei.** Nach Boveri. S_1 (*AB*) erste Ursomazelle, P_1 erste Stammzelle, *Rk* Richtungskörper.

Die Bildung der zunächst geschlechtlich indifferent erscheinenden Geschlechtsdrüsen oder Gonaden erfolgt, indem die Urgeschlechtszellen, die meist in zwei symmetrisch gelegenen Gruppen angeordnet und von einem Belag von Mesenchymzellen umhüllt sind, ihre Vermehrungstätigkeit wieder aufnehmen. Sie liefern die indifferenten Geschlechtszellen (Geschlechtszellen oder Gonocyten im engeren Sinne nach Waldeyer), während durch Teilung der Belagzellen, vielleicht auch durch weitere Zuwanderung die Hüllen der Geschlechtsdrüsen (bei den Copepoden auch die Anfangsteile der Ausführungswege) ihre Entstehung nehmen. In einer bestimmten Periode, bei den Copepoden z. B. gleichzeitig mit der Ausbildung der sekundären Geschlechtscharaktere, entwickelt sich sodann aus der indifferenten Gonade ein Hoden (Testis) oder ein Eierstock (Ovarium), während aus den Geschlechtszellen die Ursamenzellen oder Spermatogonien, bzw. die Ureizellen oder Ovogonien (Oogonien) entstehen. Damit beginnt die Samenbildung (Spermatogenese, Spermiogenese) und Eibildung (Ovogenese, Oogenese), und zwar ist in beiden Fällen zunächst eine

Teilungs- oder Vermehrungsperiode zu unterscheiden, während welcher die Spermatogonien und Ovogonien einer mehr oder weniger lebhaften Vermehrung unterliegen. Namentlich in schlauchförmigen Geschlechtsdrüsen hebt sich eine bestimmte Zone, die Keimzone, ab, welche mit den aufeinanderfolgenden Generationen der Ursamen- oder Ureizellen angefüllt ist (Fig. 12, *kz*) und nicht selten einen syncytialen Charakter besitzt (Insekten, Copepoden).

In der folgenden Wachstumsperiode bzw. Wachstumszone (Fig. 12, rechts von *wz*) tritt zunächst wieder ein Stillstand in der Vermehrungstätigkeit ein, wogegen namentlich im weiblichen Geschlecht die aus der letzten ovogonialen Teilung hervorgegangenen Eimutterzellen oder Ovocyten 1. Ordnung (Oocyten 1. O., unreife Eier, Eierstockseier) noch im Ovarium oder erst im Ovidukt eine intensive vegetative Tätigkeit entwickeln, die zur Abscheidung von Reservestoffen in Gestalt von Dottermaterial und zu einer beträchtlichen Größenzunahme führt (Fig. 12, *Ooc*). In den entsprechenden

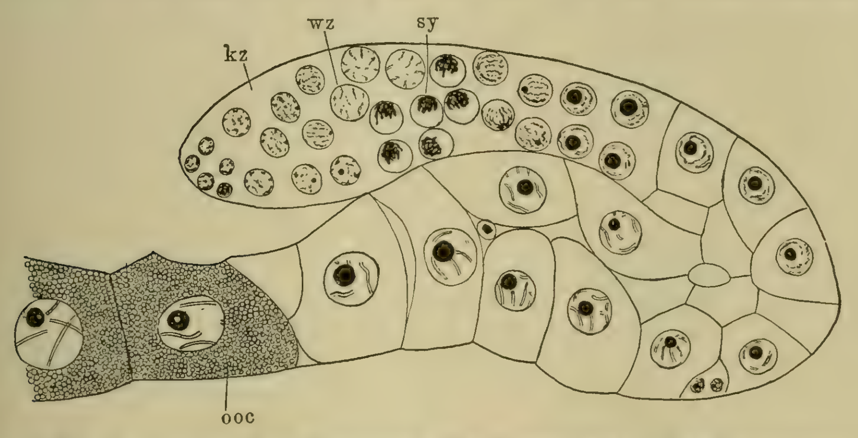


Fig. 12. Ovarium eines **Copepoden (Canthocamptus).** Etwas schematisiert. *kz* Keimzone, *ooc* Ovocyten 1. O., *sy* Synapsis, *wz* Beginn der Wachstumszone.

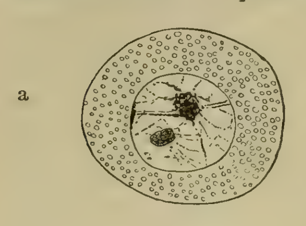
Zellen des männlichen Geschlechts, den Samenmutterzellen oder Spermatocyten 1. Ordnung, tritt dieses Wachstum weniger hervor und nur in selteneren Fällen kommt es zu einer Dotterbildung (Ascaris).

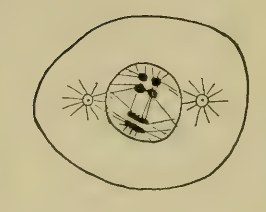
Es folgt die Reifungsperiode bzw. Reifungszone. Im männlichen Geschlecht, welches auch hier die einfacheren Verhältnisse zeigt, verwandeln sich die Samenmutterzellen (Fig. 13 a—b) auf Grund zweier rasch aufeinander folgender Teilungsakte, der Reifungsteilungen, in zwei Samentochterzellen oder Spermatocyten 2. Ordnung (Fig. 13 c—d) und schließlich in vier Samenzellen oder Spermatiden (Fig. 13 e). Im weiblichen Geschlecht bildet sich der Kern der Eimutterzellen, das Keimbläschen (Fig. 15 a), vielfach noch im Zentrum des Eies, in eine Teilungsfigur, die erste Richtungsspindel, um. Diese Figur, welche bald die typische Spindelform mit deutlichen, mitunter mächtig entwickelten Centrosomen aufweist (Thysanozoon, Fig. 14), bald mit ihrer Tonnen- oder Garbenform und hinsichtlich der Abwesenheit distinkter Centrosomen an die Teilungsbilder mancher Protozoen erinnert (Copepoden,

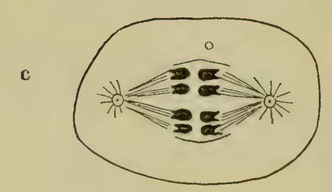
Fig. 15 b; Ascaris), zeigt die Chromosomen im Stadium der Metaphase (Beginn des dizentrischen Auseinanderweichens) und verharrt gewöhnlich in diesem Zustand, bis die in das Ei eindringende Samenzelle den Anstoß zum weiteren Ablauf der Teilung gibt. Nachdem in allen Fällen die Spindel an der Eiperipherie eine radiäre Stellung eingenommen hat, erfolgt eine unsymmetrische Zellteilung, welche zur Bildung einer großen Eitochterzelle (Ovocyte 2. Ordnung) und einer kleinen rudimentären Zelle, des „ersten Richtungskörpers“, führt (Fig. 15 c, *rk'*). Unmittelbar darauf wiederholt sich der gleiche Prozeß und es kommt zur Bildung der reifen Eizelle und des zweiten Richtungskörpers (Fig. 15 d; 15 e, *rk''*).

Zuweilen erfolgt gleichzeitig mit dem zweiten Teilungsakte eine Teilung des ersten Richtungskörpers, so daß neben dem Ei drei Richtungskörper, also im ganzen vier Zellen, gebildet werden, in welchem Falle die Homologie der Reifungsteilungen bei der Samen- und Eibildung besonders deutlich hervortritt.

An die Reifungsperiode schließt sich bei der Samenbildung noch eine weitere Periode, die Umwandlungsperiode, an, während welcher die Metamorphose der Samenzellen oder Spermatiden in die







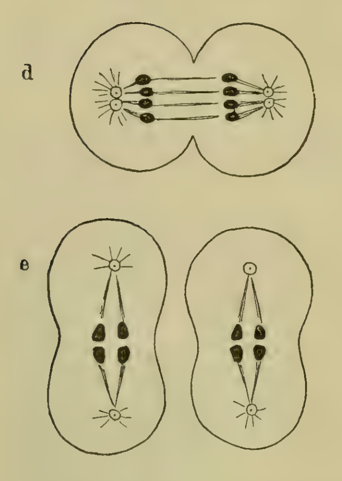


Fig. 13.

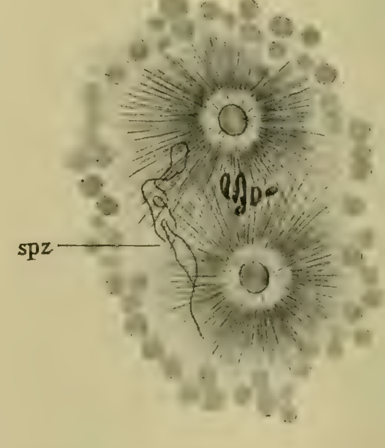


Fig. 14.

Fig. 13. Spermatidenbildung bei **Ascaris**. Nach Brauer. a Spermatogonie, b Spermatocyte 1. O., c—d erste, e zweite Reifungsteilung.

Fig. 14. Erste Richtungsspindel einer **Seeplanarie (Thysanozoon)** mit mächtigen Centrosomen. Nach van der Stricht. *spz* das eingedrungene Spermatozoon.

befruchtungsfähigen Spermatozoen, Spermien oder Samenfäden stattfindet. Speziell bei den typischen flagellatenähnlichen Spermatozoenformen, den Samenfäden im engeren Sinne, werden folgende Erscheinungen beobachtet: die Verdoppelung des Centrosoma (Fig. 16 A, *s*) und die Verlagerung seiner Hälften an die Zellenwand (Fig. 16 B, *c.a.*, *c.p.*); Bildung des Mittelstücks oder Spermienhalses unter Beteiligung des inneren oder vorderen Centrosoma (Fig. 16 B—D, *c.a.*); Auswachsen des Schwanzfadens vom äußeren oder hinteren Centrosoma aus (Fig. 16 B, *sf*); Streckung und Verdichtung des Kerns, sowie Zurückbildung des größten Teils des Cytoplasmas bis auf einen dünnen, den Kern umgebenden Belag (Fig. 16 D, *cy*); Ausbildung des Spitzenstückes (Fig. 16 C—E, *idz*).

An der Ausbildung des letzteren beteiligt sich ein Körper, der bei einigen Objekten von der Sphäre oder dem Idiozom, d. h. der körnigen, das Centrosoma der Spermatide umgebenden Plasmahülle (Fig. 16 A, *s*) abstammen soll. Bei anderen soll es sich um Spindelreste (Fig. 16 A, *sp*), d. h. um die fädigen Substanzen, die nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung als Reste der achromatischen Teilungsfigur in den Spermatiden zurückbleiben, handeln.

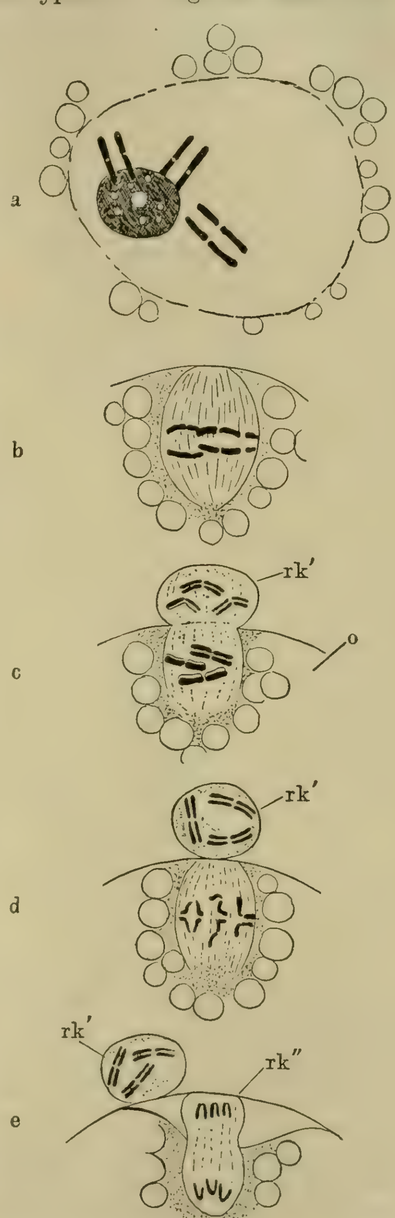


Fig. 15. Richtungskörperbildung bei **Cyclops gracilis.** Nach MATSCHECK (e nach Bildern bei **C. viridis**). a Keimbläschen vor der Auflösung. b Erste „Richtungsspindel“. c Erste Reifungsteilung: *o* Ovocyte 2. O., *rk′* erster Richtungskörper. d zweite „Richtungsspindel“. e Zweite Reifungsteilung: *rk″* zweiter Richtungskörper.

b) Reife Geschlechtszellen.

Die reifen Samenzellen und Eier der Metazoen haben, abgesehen von ihren gemeinsamen, augenscheinlich mit der Arterhaltung und Artbildung zusammenhängenden Aufgaben, noch besondere Funktionen: Die männlichen Zellen haben das Ei aufzusuchen, in sein Inneres ein-

5*

zudringen und den Kern zur Teilung anzuregen, dagegen haben die beim Befruchtungsakt mehr passiv sich verhaltenden weiblichen Elemente das Material für den Aufbau des Embryos ganz oder wenigstens während der ersten Entwickelungsstadien zu liefern. Dementsprechend zeigen die reifen Geschlechtszellen eine, bei den einzelnen Formen

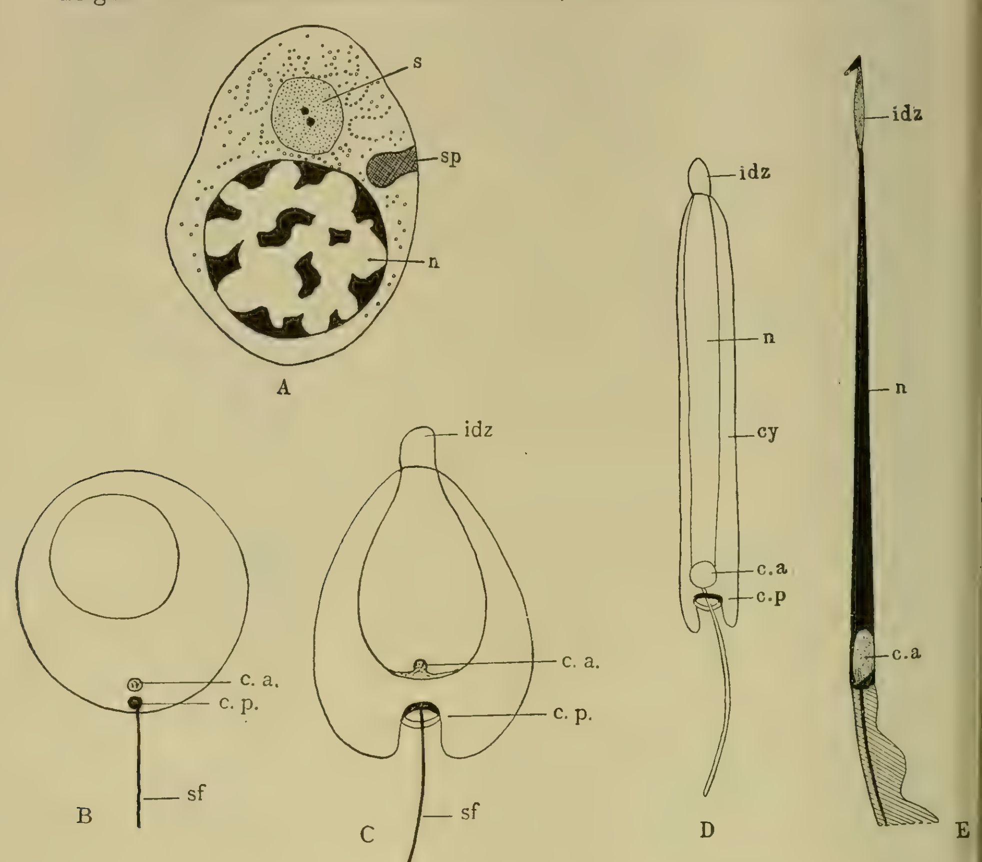


Fig. 16. Samenbildung bei **Salamandra maculosa.** A Spermatide nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung. B Auswachsen des Schwanzfadens. C—E Streckung und weitere Metamorphose. Nach Meves. *c.a.* vorderes, *c.p.* hinteres Centrosom, *cy* Cytoplasma, *idz* das zum Spitzenstück sich umwandelnde Idiozom (Sphäre), *n* Kern (Nucleus), *s* Sphäre mit dem verdoppelten Centrosom, *sf* Schwanzfaden, *sp* Spindelrest.

allerdings verschieden weitgehende morphologische Differenzierung. Die Samenzellen sind meist sehr kleine, mit einem Bewegungs- und vielfach auch mit einem Bohrapparat ausgestattete Elemente, welche außerdem noch gewisse Differenzierungen mit sich führen, von denen aus der Teilungsmechanismus des befruchteten Keimes in Gang gesetzt wird. Die Eier dagegen sind große, unbewegliche Zellen — vielfach, wie bei den Vögeln, von ungeheuren Dimensionen —, die mehr oder weniger reichlich mit Nährmaterial (Dotterelementen) ausgestattet sind und verschiedenartige, teils der Ernährung, teils dem Schutze (gegen Austrocknung, Insolation, Parasiten usw.) dienende Hüllen besitzen.

Zu den am einfachsten gebauten Spermatozoen gehören die rhizopodenähnlichen der Cladoceren und die rundlichen oder kegelförmigen, amöboid beweglichen Elemente der Nematoden. Die wohl am häufigsten vorkommende Form ist jedoch die des flagellatenähnlichen Spermiums, des Samenfadens im engeren Sinne (Fig. 17, 18), an welchem in der Regel ein als Bohrapparat dienendes Spitzenstück (Perforatorium, *sp*), der Kopf mit dem Kern (*k*), das Mittelstück oder der Halsteil (*m*) mit einem einfachen oder doppelten Centrosoma und der Schwanzfaden zu unterscheiden sind.

Bei den Urodelen (Fig. 18) zeigt letzterer noch besondere Differenzierungen, indem sich aus einer Längsrinne des Achsen- oder Hauptfadens (*hf*) die von einem kontraktilen Randfaden (*rf*) eingesäumte undulierende Membran (*u.m*) erhebt. Die über die Membran weglaufenden, durch die Zusammenziehung des Randfadens vermittelten Kontraktionswellen dürften den eigentlichen vorwärtstreibenden Faktor darstellen.

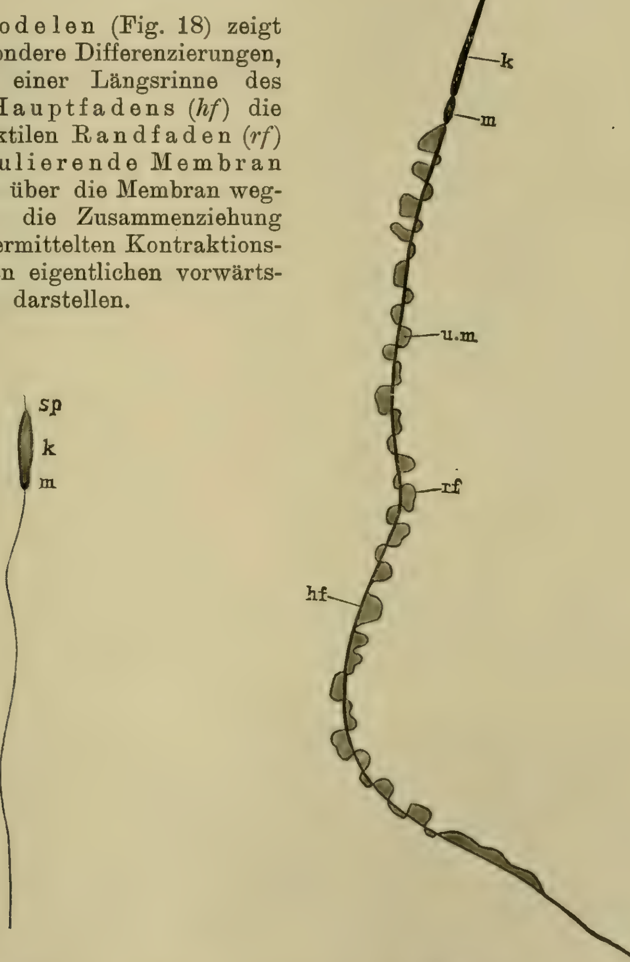


Fig. 17. Fig. 18.

Fig. 17. Spermium einer **Meduse (Aurelia aurita)**. Nach Ballowitz. *sp* Spitzenstück, *k* Kopf, *m* Mittelstück.

Fig. 18. Spermium des **Wassersalamanders (Molge marmorata)**. Nach Ballowitz. *hf* Hauptfaden, *k* Kopf, *m* Mittelstück, *rf* Randfaden, *sp* Spitzenstück *u. m.* undulierende Membran.

Die am kompliziertesten gebauten Spermien sind wohl die Spermatosomen der dekapoden Krebse (Fig. 19). Von dem Mittelstück (A, *c. a* + *c. p*) erheben sich kopfwärts drei radiär angeordnete, borstenartige Fortsätze (*f*), welche einen federnden Dreifuß darstellen, mittelst dessen das Spermium der Eioberfläche aufsitzt. Der Schwanzfaden ist zu einer chitinigen, mit einem „Explosionsstoff" angefüllten Kapsel (*chk*) umgewandelt, welche beim Eindringen von Wasser aufquillt, sich kopfwärts umkrempelt (B, *chk*) und dabei auf Grund einer Stoßwirkung den Spermienkopf in das Ei hineintreibt; dabei dürfte ein stäbchenförmiger, bei der Explosion freiwerdender Zentralkörper (*ck*) die Bedeutung eines Richtapparates haben.

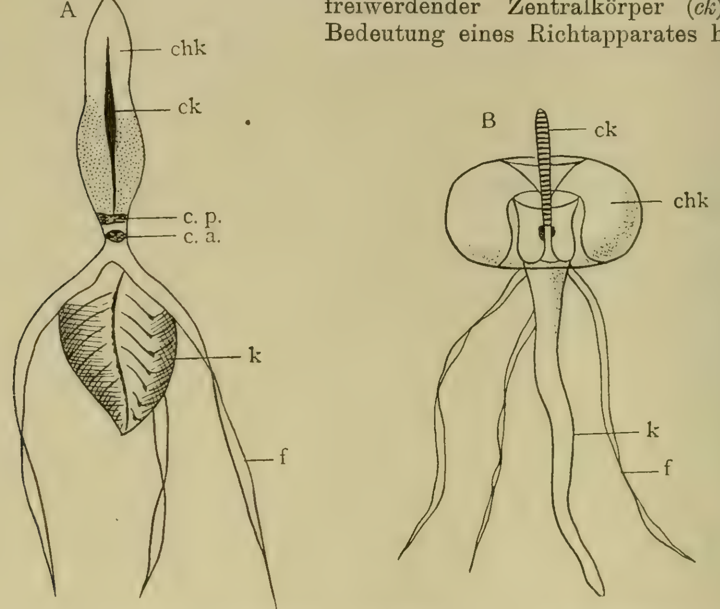


Fig. 19. Spermien (Spermatosomen) von **Galathea** (A) und **Eupagurus** (B). Nach Koltzoff. *c. a.* vorderes Centrosom, *c. p.* hinteres Centrosom (genauer: vorderer ringförmiger Abschnitt des hinteren Centrosoms), *chk* Chitinkapsel (in B umgekrempelt), *ck* Zentralkörper, *f* borstenartige Fortsätze (Dreifuß), *k* Kopf.

Ein Interesse beanspruchen noch verschiedene atypische Vorkommnisse. Spermien von abnormer Größe (Riesenspermatozoen) sind bei verschiedenen Objekten neben normal großen beobachtet worden und zum Teil, ähnlich den zweikernigen und zweiköpfigen Spermien beim Menschen, auf unvollständige Zellteilungsprozesse, zum Teil auf besonders günstige Ernährung zurückzuführen.

Paarweise gekoppelte, d. h. mit den Köpfen verbundene Spermien (Fig. 20) finden sich als regelmäßiges Vorkommnis bei Schwimmkäfern (Dytiscus u. a.). Für diese wird angegeben, daß die Paarung erst nach der Metamorphose erfolgt.

Bei Gastropoden (Prosobranchiern, Fig. 21) und Schmetterlingen (Spinnern) kommt ein regelmäßiger Dimorphismus der Spermien vor. Bei ersteren finden sich haarförmige, normalkernige (eupyrene, Fig. 21 B) und wurmförmige mit diminuiertem Kern (oligopyrene, Fig. 21 A, C), welche mit ihrem endständigen Haarbüschel an die

Spermatozoiden der Gefäßkryptogamen erinnern. Bei den Spinnern treten größere kernhaltige und kleinere kernlose (apyrene) Spermien auf. Bei Paludina gelangen auch die wurmförmigen Spermien in die weiblichen Organe, bei einem anderen Prosobranchier (Aporrhais pes pelicani) dringen sie in das Ei ein, um nach erfolgter Degeneration wieder ausgestoßen zu werden.

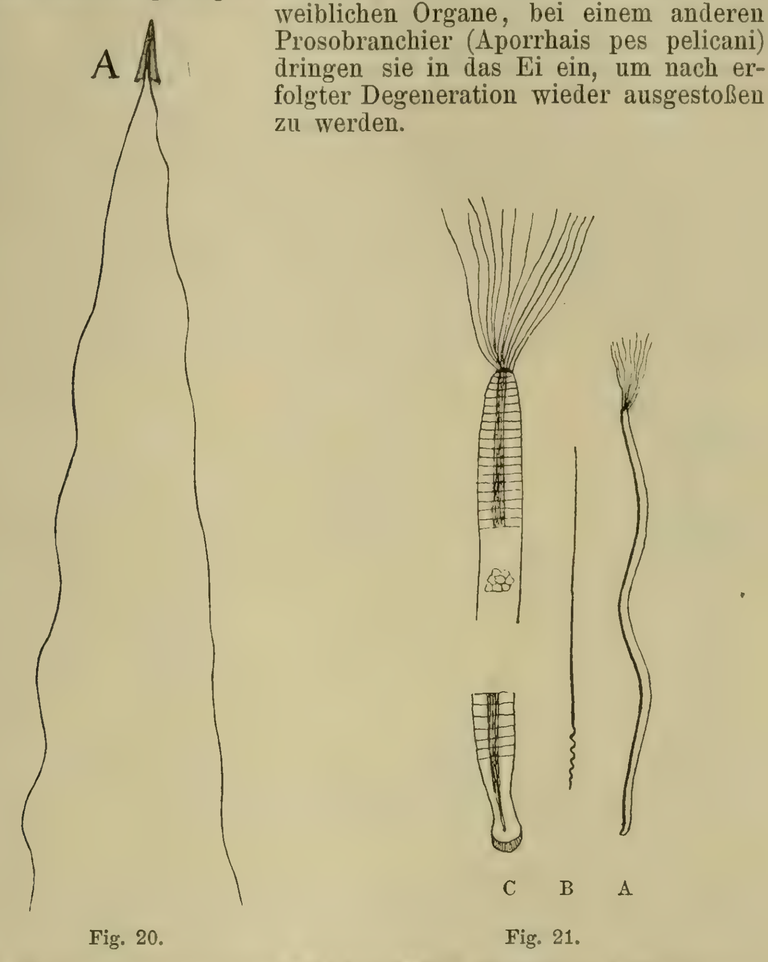


Fig. 20. Fig. 21.

Fig. 20. Doppelspermium eines **Schwimmkäfers (Colymbetes).** Nach BALLOWITZ.

Fig. 21. A „wurmförmiges", B gewöhnliches, „haarförmiges" Spermatozoon von **Paludina vivipara**, C die beiden Enden des ersteren stärker vergrößert. Nach v. BRUNN und v. ERLANGER aus KORSCHELT und HEIDER.

Ein Dimorphismus der Spermien bezüglich ihres Chromosomenbestandes ist namentlich bei Hemipteren beobachtet worden und steht hier zur Geschlechtsbestimmung in Beziehung. Im einfachsten Fall wird ein besonders beschaffenes Chromosom, das X-Element (Heterochromosom, Monosom, akzessorisches Chromosom, Geschlechtschromosom) bei der zweiten Reifungsteilung je nur der einen Tochterzelle zugewiesen (Fig. 22). Von den Spermien erhält also die Hälfte (die X-Klasse) ein X-Element, die andere Hälfte (die Y-Klasse) kein solches, während die Eier sämtlich ein X-Element enthalten.

Aus der Befruchtung durch Spermien der ersteren Art gehen weibliche, anderenfalls männliche Individuen hervor.

Aehnliche Verhältnisse liegen bei anderen Arthropoden (Orthopteren, Coleopteren u. a.) und bei Nematoden vor. Bei Rebläusen und Blattläusen degenerieren die Spermien der Y-Klasse, also die männlichbestimmenden, im Einklang mit der Tatsache, daß aus den befruchteten Eiern nur Weibchen hervorgehen. Auch bei den Bienen und Wespen werden neben den befruchtungsfähigen Spermien rudimentäre, richtungskörperähnliche gebildet (Fig. 23 Rk_1). Vermutlich entsprechen die ersteren hinsichtlich ihres Chromosomenbestandes der X-, letztere der Y-Klasse.

Ob das X-Element die Samenzelle, in welche es eingeht, und den befruchteten Keim auf Grund besonderer physiologischer Quali-

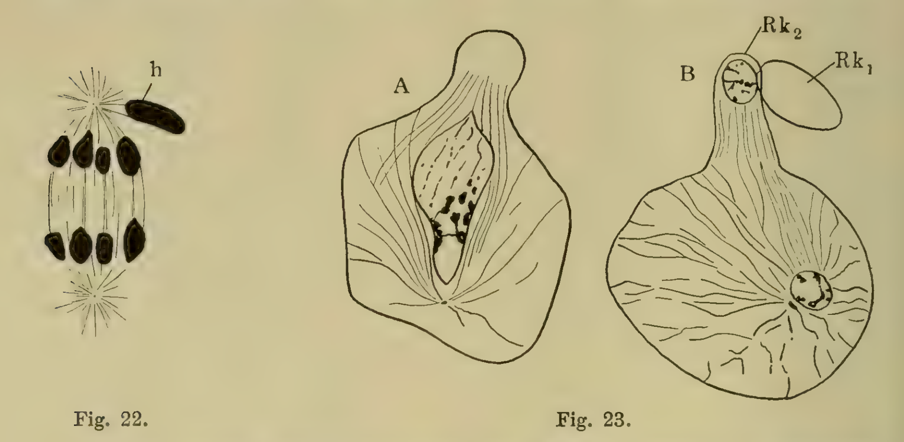


Fig. 22. Fig. 23.

Fig. 22. Zweite Spermatocytenteilung einer **Wanze (Protenor belfragei).** Nach Wilson. *h* Heterochromosom.

Fig. 23. **Spermatogenese der Honigbiene.** Nach Meves. A erste, B zweite Reifungsteilung. Rk_1 erster, Rk_2 zweiter Richtungskörper.

täten weiblich bestimmt oder ob nur die quantitativen Verhältnisse der Chromosomensubstanz in Betracht kommen oder ob schließlich das X-Element nur einen Index für die durch andere Faktoren bereits vollzogene Geschlechtsbestimmung darstellt, darüber besteht noch keine Uebereinstimmung.

Die Besonderheiten, welche das reife Ei gegenüber den gewöhnlichen Zellentypen zeigt, beziehen sich vor allem auf die Größe und auf den Besitz von Hüllen verschiedener Art, welche teils der Ernährung, teils dem Schutz des Embryos dienen. Speziell bei den Vögeln erreicht die eigentliche Eizelle, das „Gelbei“ oder der „Eidotter“ außerordentliche, bei anderen Zellen nicht vorkommende Dimensionen: so ist das Gelbei des amerikanischen Straußes (Rhea americana) 9,2 cm lang, 6,7 cm breit und besitzt ein Volumen von über 200 ccm. Als Hüllen kommen außer der Zellmembran oder primären Eihülle (Dotterhaut der Echinodermen) sekundäre und tertiäre in Betracht. Die sekundären werden innerhalb des Ovariums von einem besonderen Follikelepithel abgeschieden (Chorion der Insekten), die tertiären stellen Sekrete der Eileiter oder besonderer

Drüsen dar (Kokons der Lumbriciden und Hirudineen, zahlreiche Bildungen bei Wirbeltieren).

Sowohl in den primären wie in den sekundären Hüllen können besondere Einlaßpforten für die Spermien, die Mikropylen, ausgebildet sein. Beispiele sind die Eier einerseits der Mollusken, andererseits der Insekten.

c) Begattung (Kopulation) und Besamung.

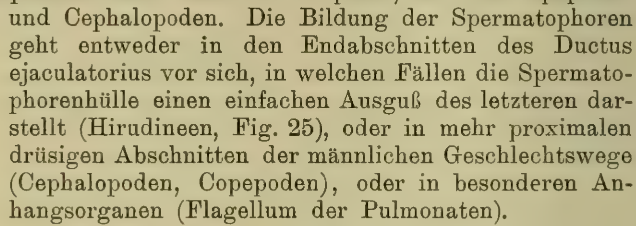
Die reifen Geschlechtszellen werden durch den Akt der Begattung (Kopulation) oder Besamung einander passiv genähert. Bei der direkten inneren Begattung werden die Spermien mittelst des männlichen Kopulationsorgans, des Penis, unmittelbar in die weiblichen Geschlechtswege, und zwar meistens in besondere, für die Aufnahme des Penis eingerichtete Teile (Vagina oder Scheide, Bursa copulatrix der Insekten) übertragen oder (bei einzelnen

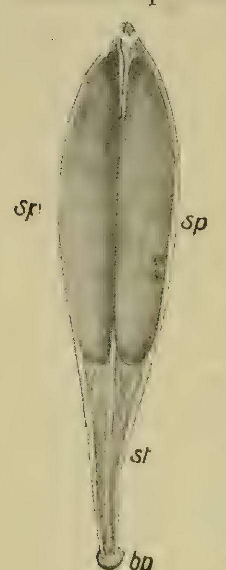


Fig. 24. **Copepode (Diaptomus laciniatus)** mit 4 Spermatophoren, welche der Basis des Eisackes aufsitzen. (Das Abdomen ist infolge der Konservierung aufwärts gebogen.)

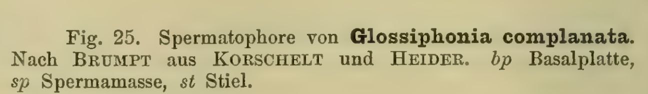
Polycladen und bei Rotatorien) durch Einstechen des Penis in die Haut in den weiblichen Körper eingeführt. Die Spermien werden in ersterem Fall entweder innerhalb der eiweißartigen Samenflüssigkeit (Liquor seminis) entleert oder sie sind zum Zweck der Uebertragung zu paketartigen, von einer chitinigen oder gallertigen Hülle umgebenen Komplexen, den Samenpatronen oder Spermatophoren, vereinigt. Bei der indirekten inneren Begattung werden die männlichen Elemente auf eine mehr mittelbare Weise übertragen. Sie sind dabei stets in Spermatophoren (Fig. 24, 25)

vereinigt, und zwar werden letztere entweder während der Kopulation dem Weibchen angeheftet, worauf die Samenzellen nachträglich in die weibliche Samentasche (Receptaculum seminis) überführt werden (Copepoden, Fig. 24) oder direkt durch die Haut in die Nähe der Eizellen gelangen (manche Polycladen, Rüsselegel, Nephelis), oder sie werden mittelst besonderer Apparate sekundärer Art (modifizierter Kiefertaster der männlichen Spinnen, Hectocotylus der Cephalopoden) auf das Weibchen übertragen. Bei der äußeren Begattung werden die Fortpflanzungselemente in der Weise vereinigt, daß sie während der Umklammerung des Weibchens durch das Männchen von beiden Geschlechtern gleichzeitig entleert werden (Batrachier), während bei der freien Besamung die Abgabe und Vereinigung der Geschlechtszellen ohne Berührung der Elterntiere erfolgt (Medusen, Echinodermen).

Sehr kompliziert gebaute, mit einem besonderen Austreibeapparat versehene Spermatophoren finden sich bei Peripatus, bei den Copepoden und Cephalopoden. Die Bildung der Spermatophoren geht entweder in den Endabschnitten des Ductus ejaculatorius vor sich, in welchen Fällen die Spermatophorenhülle einen einfachen Ausguß des letzteren darstellt (Hirudineen, Fig. 25), oder in mehr proximalen drüsigen Abschnitten der männlichen Geschlechtswege (Cephalopoden, Copepoden), oder in besonderen Anhangsorganen (Flagellum der Pulmonaten).



Die Begattung braucht nicht unmittelbar von der Befruchtung, d. h. von der endgültigen Vereinigung der beiden Samenzellen, gefolgt zu sein. Besonders dann, wenn das Sperma vom Weibchen in einer Samentasche aufbewahrt wird, können die einzelnen Befruchtungsakte eine längere Zeit, bei der Honigbiene 4—5 Jahre, von der Begattung getrennt sein.


Fig. 25. Spermatophore von **Glossiphonia complanata.** Nach Brumpt aus Korschelt und Heider. *bp* Basalplatte, *sp* Spermamasse, *st* Stiel.

Nachdem die Geschlechtszellen durch die Begattung oder Besamung einander passiv genähert sind, wird ihre endgültige Verbindung durch das aktive Bewegungsvermögen der Samenzellen hergestellt. Dabei spielen chemotropische, vom Ei oder weiblichen Geschlechtsapparat ausgehende Reizwirkungen eine richtende Rolle.

Diese Reizwirkungen sind spezifischer Art und machen zusammen mit der gegenseitigen morphologischen Anpassung von Ei und Samenzelle und mit der zwischen den beiden Geschlechtskernen wirksamen, zum Teil wohl ebenfalls auf Chemotropismus beruhenden Attraktion, die sexuelle Affinität aus, d. h. die Gesamtheit der Wechselwirkungen, durch welche die endgültige Annäherung und Verbindung artgleicher oder wenigstens artähnlicher Geschlechtszellen veranlaßt wird.

Mangelnde sexuelle Affinität verhindert die erfolgreiche Paarung zwischen Angehörigen verschiedener Arten, wofern eine solche Paarung nicht schon durch Begattungshindernisse mechanischer Art (sehr verschiedene Größe der Tiere, mangelnde Harmonie der Kopulationsorgane) oder durch instinktive, vielfach wohl durch den Geruchsinn vermittelte Abneigung verhindert wird.

d) Befruchtung.

Der Befruchtungsprozeß selbst nimmt bei den vielzelligen Tieren seinen Anfang mit dem Eindringen einer oder mehrerer Samenzellen in das Ei und schließt ab mit der Kernkopulation, d. h. mit der Vereinigung von Spermakern und Eikern.

In der Regel ist das Ei so eingerichtet, daß es sich ohne Befruchtung nicht weiter zu entwickeln vermag. Die Hemmung der Teilungsfähigkeit kommt meist schon in dem unvollständigen Ablauf der Reifungsteilungen äußerlich zum Vorschein, wenigstens gelangt in sehr vielen Fällen das Ei nur bis zu den mittleren Phasen (Metaphasen) der ersten Reifungsteilung und wartet in diesem Stadium auf die Befruchtung (Fig. 14 u. 27). Das Eindringen der Spermien bringt sodann zunächst die Reifungsteilungen zum vollständigen Ablauf (Fig. 15c—e), worauf die Vereinigung der Geschlechtskerne erfolgt und die eigentliche Eiteilung (Furchung) beginnt.

Bei den meisten Metazoen dringt normalerweise nur eine Samenzelle in das Ei ein (Monospermie). Das Eindringen mehrerer Samenzellen (pathologische Ueberbefruchtung oder Polyspermie) hat dann meistens einen abnormen und unvollständigen Entwickelungsverlauf zur Folge. In einer Reihe von Tiergruppen (Insekten, Spinnen, verschiedene Wirbeltiere) ist aber Mehrbefruchtung des Eies ein normales oder sehr häufiges Vorkommnis, wobei jedoch nur ein Samenkern mit dem Eikern in Verbindung tritt (physiologische Polyspermie).

In vielen Fällen dringt vom Spermium, dem häufig das Eiplasma durch Vorwölbung eines Empfängnishügels (Fig. 26 A, *ch*) ent-

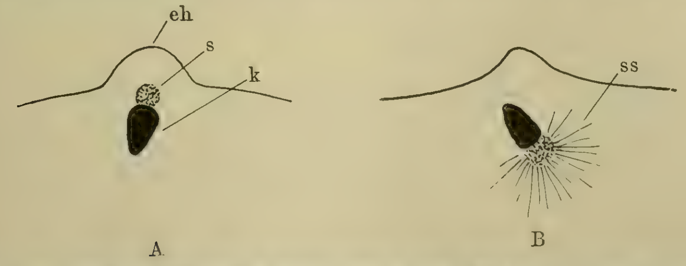


Fig. 26. **Eindringen des Spermiums ins Seeigelei.** Nach Wilson und Matthews. *ch* Empfängnishügel, *k* Kern, *s* Sphäre, *ss* Spermastrahlung.

gegenkommt, nur der vordere Teil, einschließlich des Mittelstückes, in das Eiplasma ein, während der Schwanzfaden in der Eihülle stecken bleibt (Seeigel, Fig. 26 A).

Bei anderen Formen (Polycladen, Gastropoden u. a.) wird auch der Schwanz vom Ei aufgenommen, fällt jedoch früher oder später der Resorption anheim (Fig. 14 *spz*).

Gewöhnlich sieht man also von dem eingedrungenen Spermium nur den zunächst als kompakten, stark färbbaren Körper erscheinenden Kern (Fig. 26 A, *k*) und eine an Stelle des Mittelstückes zur Entfaltung kommende Differenzierung, das Spermozentrum. Letzteres besteht entweder aus einem deutlichen Centrosom (? dem vorderen der Spermatide) oder aus einer körnigen, dotterfreien, als Sphäre bezeichneten Plasmainsel (Fig. 26 A, *s*), mit oder ohne Centrosoma.

Während sich das ganze System so dreht, daß das zuerst hinter dem Kopf gelegene Spermozentrum gegen das Eiinnere zu liegen kommt (Fig. 26 B), und während es sich mehr und mehr dem Eikern nähert, tritt im Umkreis des Spermozentrums als Ausdruck einer von ihm ausgehenden orientierenden Wirkung eine radiäre Anordnung der Plasmagranula und der Dotterkörnchen, die Spermastrahlung, hervor (Fig. 26 B, *ss*). Gleichzeitig verliert der Spermakern seine längliche (kegel- oder stiftförmige) Gestalt, seine dichte Konsistenz und nimmt mehr und mehr das Aussehen des Eikerns an (Fig. 28).

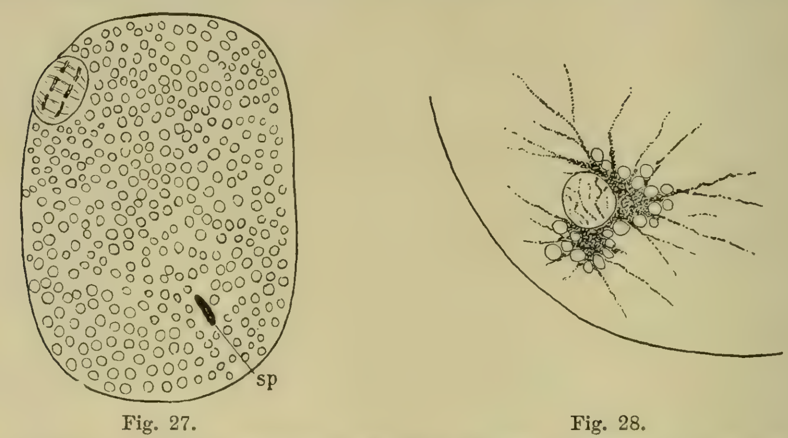


Fig. 27. Fig. 28.

Fig. 27. Ei eines **Copepoden (Cyclops viridis)** im Beginn der Befruchtung. Links oben die erste Richtungsspindel. *sp* der eindringende Spermakern.

Fig. 28. Spermakern und verdoppelte Spermastrahlung im Ei eines **Copepoden (Cyclops strenuus)**. Nach Rückert.

Während der weiteren Bewegungen des Spermakerns teilt sich das Spermozentrum und damit die Spermastrahlung (Fig. 28), und wenn schließlich die Aneinanderlegung (Kopulation) der beiden Geschlechtskerne vollzogen ist, kommt ein viergliedriges System zustande, das aus den beiden Spermozentren und den nunmehr meist ein gleichartiges Aussehen zeigenden Geschlechtskernen besteht (Fig. 29).

Schon vor oder erst während der Kopulation bereiten sich die beiden Geschlechtskerne zur ersten Teilung (ersten Furchungsteilung) des nunmehr doppelkernigen Keimes vor, und zwar kommt in jedem Kern nach einer fast durchgängig gültigen Regel die gleiche Zahl von Chromosomen zur Entwickelung (Fig. 30, *ei*, *sp*). In vielen Fällen wird die Teilung der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz wenigstens während der ersten Furchung selbständig durchgeführt, so daß nicht nur im Aequatorialplatten- und Dyasterstadium deutlich zwei Gruppen von Chromosomen zu unterscheiden sind,

sondern auch bei der Bildung der Tochterkerne keine einheitlichen Kerne, sondern Doppelkerne entstehen, die aus den beiden elterlichen Halbkernen oder Gonomeren bestehen (Fig. 31). Bei einer Reihe von Formen, besonders bei den Copepoden, läßt sich diese Selbständigkeit oder Autonomie der Gonomeren auch bei den folgenden Teilungen bis zur Bildung der Urgeschlechtszellen verfolgen und deutliche Spuren des gonomeren Aufbaues treten auch noch späterhin bis zu den Prophasen der ersten Reifungsteilungen hervor (binukleolärer Bau der jungen Kerne, Doppelknäuel und Doppelspindeln in den Spermatocyten 1. Ordnung).

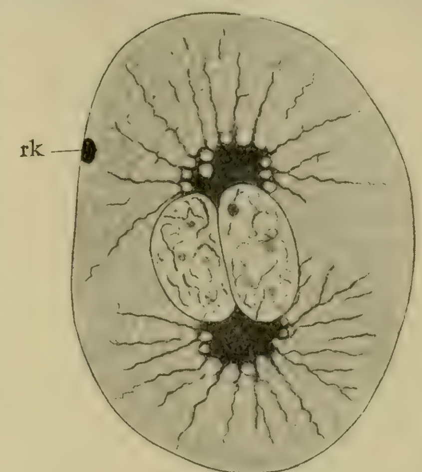


Fig. 29. Kernkopulation im Ei von **Cyclops strenuus**. *rk* der zweite Richtungskörper. Nach RÜCKERT.

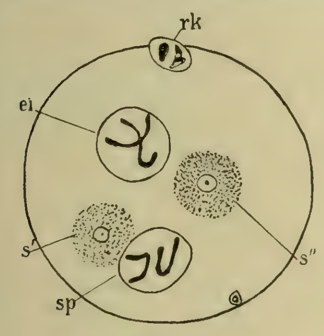


Fig. 30.

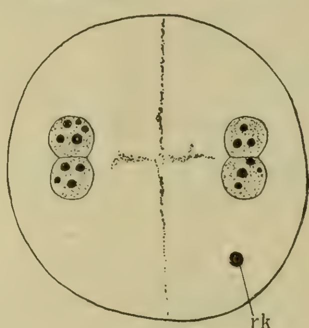


Fig. 31.

Fig. 30. Annäherung der Geschlechtskerne im Ei von **Ascaris megalocephala.** Nach BOVERI. *ei* Eikern, *rk* Richtungskörper, *s'*, *s''* die beiden durch Teilung des Spermozentrums entstandenen Centrosomen mit Sphären, *sp* Spermakern.

Fig. 31. Ei von **Cyclops tenuicornis** im Zweizellenstadium mit gonomer gebauten Kernen. *rk* eingedrungener zweiter Richtungskörper.

e) Parthenogenesis und regressiver Generationswechsel.

Bei einer Reihe von Metazoen (Rotatorien, Entomostraken, zahlreichen Insekten) ist in bestimmten Generationen der Befruchtungsakt sekundär unterdrückt worden, und die Eier vermögen sich ohne Intervention der Spermien zu entwickeln. Die Vermehrung durch unbefruchtete Eier wird als Parthenogenesis (Jungfernzeugung) bezeichnet. Einen speziellen Fall bildet die Pädogenesis, worunter man die Erzeugung parthenogenetisch sich entwickelnder Eier durch unvollständig entwickelte Geschlechtstiere (Distomum) oder in der Entwickelung begriffene Larven (Gallmücke Miastor) oder Embryonen (marine Cladoceren) versteht.

Die parthenogenetischen Eier zeigen bemerkenswerte Verschiedenheiten bezüglich der Reifungsprozesse: es werden entweder zwei (Honigbiene, Gallwespen, Ameisen) oder nur ein einziger Richtungskörper (Rotatorien, Cladoceren, Ostracoden, Aphiden) gebildet.

In der Regel wechselt die parthenogenetische Vermehrung mit der typisch amphigonen (regressiver Generationswechsel oder Heterogonie der Cladoceren, Aphiden u. a.), es können aber auch beide Formen der Fortpflanzung gleichzeitig auftreten, wobei sich die befruchteten Eier zu weiblichen, die parthenogenetischen zu männlichen Tieren entwickeln (Honigbiene). Bei einzelnen Formen (Cypris reptans, einige Cladoceren der Alpenseen) scheint die amphigone Vermehrung vollständig ausgeschaltet zu sein.

Bei den Eiern verschiedener Tiere (Echinodermen, Anneliden, Mollusken, Schmetterlingen, Fröschen, Fischen) kann durch Anwendung chemisch-physikalischer, thermischer oder mechanischer Reize eine künstliche parthenogenetische Entwickelung herbeigeführt werden. Als Agentien dienen Seewasser, das durch Zusatz von $MgCl_2$, KCl usw. hypertonisch gemacht wurde, Säuren (CO_2, Fettsäuren), Alkalien, Zucker, Harnstoff, verschiedene Gifte und Narkotika, Temperaturänderungen, mechanische Reizung durch Schütteln, Bürsten oder Einstiche. Es werden entweder nur unregelmäßige Ansätze zur Entwickelung gemacht oder es kann die Entwickelung bis zur Bildung normaler Larven (Frösche) oder sogar bis zur Vollendung der Metamorphose (Seeigel, Seesterne) gedeihen. Ein Gegenstück bildet die Merogonie, d. h. die Entwickelung von kernlosen Eifragmenten, welche auf künstlichem Wege, besonders durch Schütteln und dadurch bewirkte Fragmentierung der unbefruchteten Eier zustande kommen und nachher befruchtet werden. Auf diese Weise können bei Seeigeln aus eikernlosen, befruchteten Eifragmenten sogar Pluteuslaren gezogen werden.

f) Chromosomenverhältnisse.

Von der Vorstellung aus, daß den Kernen der Geschlechtszellen eine wichtige Rolle bei den Vererbungsvorgängen zukommt, gewinnt das Verhalten der Chromosomen bei der Befruchtung und Reifung ein besonderes Interesse. Nimmt man insbesondere an, daß die bei einer Kernteilung auftretenden Kernschleifen oder Chromosomen mit den am Schluß der vorhergehenden Teilung in die Bildung des Kerns eingegangenen Chromosomen in stofflicher Kontinuität stehen, also gewissermaßen die nämlichen Individuen darstellen (Individualitätstheorie), so erhebt sich die Frage nach den Zahlenverhältnissen und nach den Mitteln, durch welche die spezifische Chromosomenzahl von Generation zu Generation konstant erhalten wird.

Nach einer ersten Regel bringen die beiden miteinander kopulierenden Geschlechtskerne die gleiche Zahl von Chromosomen zur Entwickelung (Fig. 30 u. 32 F). Durch Summierung dieser väterlichen und mütterlichen Chromosomen entsteht sodann die normale, nicht-reduzierte, diploide oder somatische Zahl, die sich in der Regel durch die ganze Embryonalentwickelung und meist auch bei den späteren Teilungen forterhält und insbesondere auch bei den Teilungen der Urgeschlechtszellen, sowie in den Spermatogonien und Ovogonien zum Vorschein zu kommen pflegt.

Eine Ausnahme von der ersten Regel bilden die Formen, von welchen zweierlei, hinsichtlich ihres Chromosomenbestandes verschiedene Spermien, aber einerlei Eier gebildet werden (s. oben S. 71). In diesem Falle stoßen bei der Hälfte der Befruchtungsakte Geschlechtskerne mit verschiedenem Chromosomenbestand zusammen.

Nach einer zweiten Regel ist die Zahl der komplexen, meist vierteiligen Chromosomen, welche in den Spermatocyten und Ovocyten 1. Ordnung in den Vorstadien der ersten Reifungsteilung auftreten (Fig. 32 B), also die Zahl der Vierergruppen oder Tetraden und ihrer Homologa (Doppelstäbe, Ringe, Kreuze) halb so groß, als die in den Spermatogonien und Ovogonien (Fig. 32 A) auftretende normale Zahl. Indem sich diese komplexen Elemente im Verlauf der beiden Reifungsteilungen (Fig. 32 C—E) je in vier einfacher gebaute Elemente zerlegen, erhält jede der Geschlechtszellen die halbe, reduzierte oder haploide Zahl (Fig. 32 F).

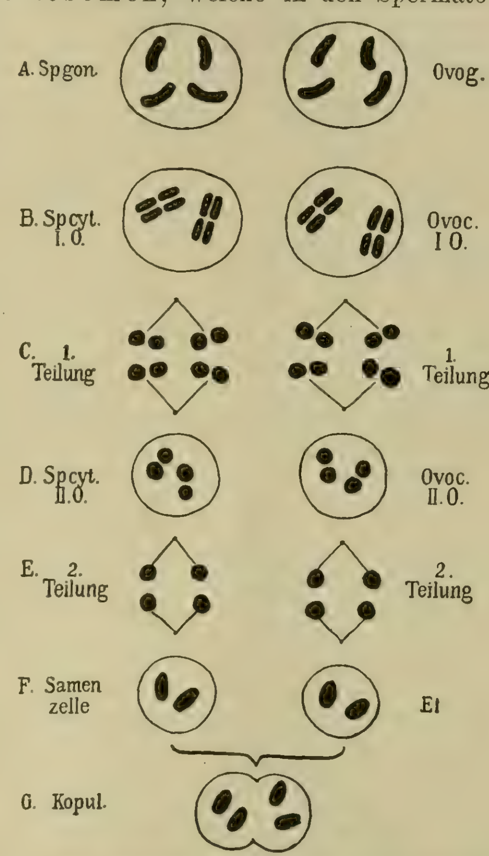


Fig. 32. Schematische Darstellung des parallelen Verlaufs der Spermatogenese und Ovogenese einer Tierform mit 4 Chromosomen.

Der Uebergang von der in den Spermatogonien und Ovogonien auftretenden Normalzahl zu der halben Zahl der Tetraden erfolgt, wie fast allgemein anerkannt wird, in der Weise, daß eine paarweise Vereinigung oder Syndese je zweier spermatogonialer und ovogonialer Elemente stattfindet. Eine wirkliche numerische Reduktion findet also nicht statt, sondern nur eine scheinbare (Scheinreduktion, Pseudoreduktion), da ja noch alle Chromosomen-Individuen vorhanden sind. Nach der einen Ansicht erfolgt die Syndese durch Parallellagerung je zweier Elemente (Parallelkonjugation, Parasyndese), und zwar in dem Stadium des einseitig im Kernraum zusammengedrängten Fadenknäuels (Synapsis), nach einer anderen Ansicht, die in der Fig. 32 eine Darstellung gefunden hat, legen sich je zwei Chromosomen hintereinander (endweise Konjugation, Metasyndese, Fig. 32 B). Auf jeden Fall findet noch ein Längsspaltungsprozeß statt, auf Grund dessen die durch Syndese ent-

standenen bivalenten Elemente in die charakteristischen vierteiligen Gruppen oder Tetraden verwandelt werden (Fig. 32 B). In der einen Reifungsteilung, sei es in der ersten (Fig. 32 C), oder in der zweiten, erfolgt dann die Verteilung nach dem Längsspalt (Aequationsteilung), im anderen Teilungsprozeß dagegen werden die zuvor durch Syndese verbundenen Paarlinge wieder voneinander getrennt und auf die Tochterzellen verteilt (Fig. 32 E). Es findet also bei der letzteren Teilung keine Verteilung der Chromosomen auf Grund einer vorhergehenden Längsspaltung statt, wie dies bei gewöhnlichen Kernteilungen der Fall ist, vielmehr werden die vorhandenen Chromosomen-Individuen, ohne daß zuvor ihre Zahl verdoppelt worden war, auf die Tochterzellen verteilt (Reduktionsteilung). Die Wirkung dieses Vorgangs und damit die Gesamtwirkung des ganzen umständlichen Reifungsprozesses ist also die tatsächliche numerische Reduktion der Zahl der Chromosomen-Individuen. Es wird durch diesen Vorgang vermieden, daß durch die in den aufeinanderfolgenden Generationen eintretenden Befruchtungsakte eine fortschreitende Summierung von Chromosomen-Individuen stattfindet.

Bei einigen Objekten (Copepoden) findet offenbar die Reduktion in anderer Weise statt: die metasyndetisch verbundenen Chromosomen spalten sich nicht ein-, sondern zweimal der Länge nach, beide Teilungen sind Aequationsteilungen und die reifen Geschlechtszellen erhalten also die volle Zahl von Chromosomen, wenn auch paarweise verkoppelt. Die endgültige Zahlenreduktion findet erst später, offenbar auf Grund einer vollkommenen Verschmelzung der beiden Paarlinge statt (Teleutosyndese).

Wenn die Individualitätstheorie richtig ist und insbesondere auch die Lehre vom gonomeren Aufbau der Embryonalkerne (S. 77) Gültigkeit hat, so sind die Chromosomen der Spermatogonien und Ovogonien je zur Hälfte väterlicher, zur Hälfte mütterlicher Abkunft. Es wird nun vielfach die Syndese als eine Konjugation je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms aufgefaßt. Da in der Reduktionsteilung die syndetisch verbundenen Chromosomen sich wieder voneinander trennen, so würde hier also nach dieser Anschauung ein Auseinandergehen je eines väterlichen und mütterlichen Elementes stattfinden, eine Vorstellung, die für die zellengeschichtliche Deutung der Mendelschen Spaltungsprozesse von Bedeutung geworden ist. Namentlich die Verhältnisse bei den Orthopteren und Hemipteren, bei welchen die Chromosomen der Spermatogonien und Ovogonien verschiedene Größenabstufungen erkennen lassen und die Syndese jeweils zwischen gleich großen Elementen stattzufinden scheint, sprechen zugunsten der Konjugationshypothese, doch ist eine Verallgemeinerung kaum angängig, zumal da in manchen Fällen noch in der ersten Reifungsteilung ein gonomerer Bau der Kerne vorzukommen scheint (S. 77).

Bezüglich der Chromosomenverhältnisse in parthenogenetischen Eiern gehen zum Teil infolge der Ungunst der meisten Objekte die Ergebnisse auseinander. Danach würde entweder überhaupt keine Reduktion stattfinden, oder die Zahlenreduktion würde im Ei durch irgendwelche Vorgänge, z. B. durch Vereinigung des Eikernes mit dem zweiten Richtungskörper, kompensiert werden, oder die reduzierte Zahl bleibt bei der Embryonalentwickelung erhalten. Letzteres soll bei der Entwickelung der Bienen- und Ameisenmännchen der Fall sein.

Bei der künstlichen Parthenogenese (S. 78) bleibt, wenigstens bei Seeigeln, die reduzierte Zahl während der Entwickelung erhalten.

III. Vermehrung durch Zellkomplexe (vegetative Vermehrung) und Allgemeines.

Die von ganzen Zellkomplexen ausgehende vegetative Vermehrung ist, mit Ausnahme der Arthropoden und Mollusken, in allen größeren Abteilungen der vielzelligen Wirbellosen verbreitet. Bei den Einzelligen kann natürlich von einer vegetativen Vermehrung im ursprünglichen Sinne nicht die Rede sein. Immerhin findet letztere in den Sprossungs- und Fragmentationsvorgängen vielkerniger (plasmodial gebauter) Protozoen („koloniebildende“ Radiolarien, Trichosphaerium, Fig. 2, *IA*, *IB*, *VIA*, *VIB*) eine Art von Seitenstück.

a) Verschiedene Formen der vegetativen Vermehrung.

Bei den vielzelligen Wirbellosen tritt die vegetative Vermehrung in drei Hauptformen auf, die als Längsteilung, Querteilung und Knospung bezeichnet werden. Mit der dritten, am weitesten verbreiteten Form sind die beiden anderen selteneren Typen durch Uebergänge verbunden.

1) Die **Längsteilung** als spontaner, d. h. nicht durch erkennbare äußere Reize hervorgerufener Vermehrungsvorgang, ist bei einer ganzen Reihe von radiär gebauten Tieren beobachtet worden, so beim Süßwasserpolypen (Fig. 33), wo sie schon TREMBLEY (1749) zu Gesicht kam, ferner bei Medusen, Aktinien und stockbildenden Zoantharien. In allen Fällen beginnt der Spaltungsvorgang an dem einen Pole der Hauptachse, entweder am Munde oder am aboralen Ende, und schreitet allmählich nach dem anderen Pole vor.

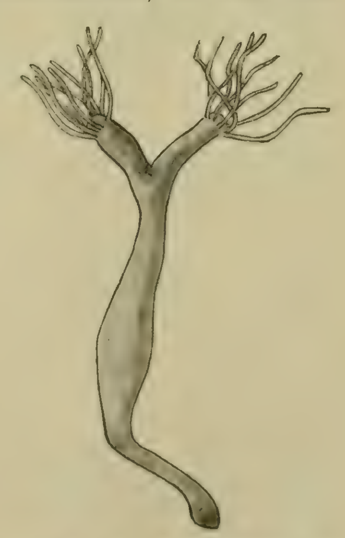


Fig. 33. **Hydra viridis** im Beginn der Längsteilung. Nach LEIBER.

Bleibt die Längsspaltung unvollständig und findet eine öftere Wiederholung des Prozesses statt, so kommt es zur Stockbildung, unter anderem führen bei den „fissiparen“ Maeandrinen Spaltungsvorgänge dieser Art zur Bildung der bekannten Furchungssysteme (Fig. 34).

Auch die Teilungsvorgänge bei Seesternen und Schlangensternen, bei welchen auf Grund einer Durchteilung der Scheibe eine Zerlegung sechs- oder achtarmiger Individuen in solche mit weniger Armen erfolgen kann, sind hierher zu rechnen, insofern die Spaltung in der Richtung der Hauptachse oder wenigstens parallel zu dieser vor sich geht.

2) **Querteilungen**, d. h. Spaltungen, die senkrecht zur Längsachse verlaufen und sich über die ganze Breite des Tierkörpers erstrecken, sind als spontane Prozesse namentlich bei Cnidariern (Hydra, Gonactinia, Fig. 35, Fungia), Turbellarien (Microstoma, Stenostoma), Oligo-

chäten (Lumbriculus, Ctenodrilus, Chaetogaster, Fig. 36 A, Naïs, Fig. 36 B) und Holothurien (Cucumaria, Synapta) bekannt.

Findet bei diesen Teilungen die Regeneration der Teilstücke zu ganzen Individuen erst nach der vollständigen Durchschnürung statt

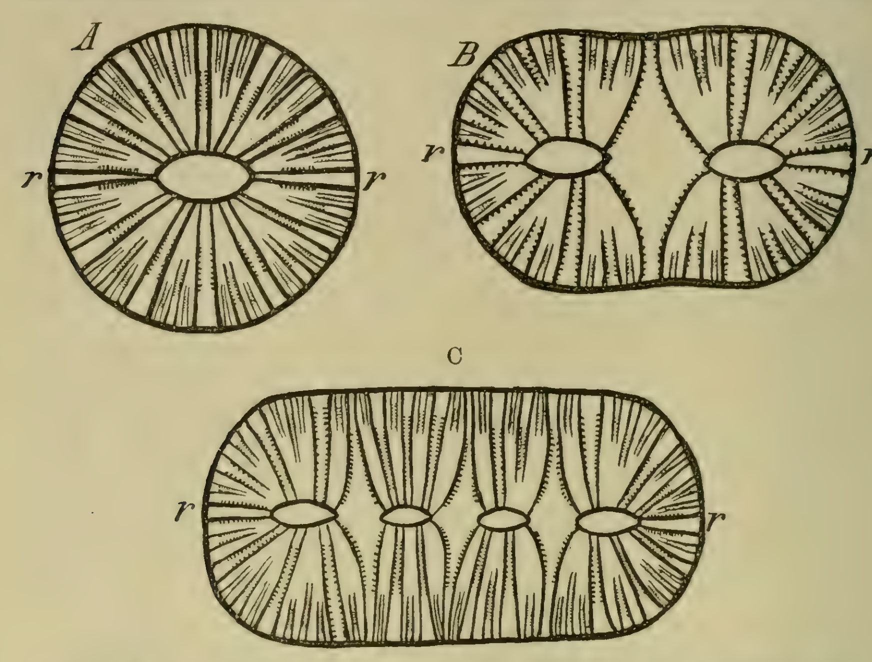


Fig. 34. Längsteilung bei einem **Korallenpolypen (Manicina areolata)**. Nach Duerden aus Korschelt und Heider. A ungeteilter Polyp, B in Teilung begriffener Polyp mit 2 Schlundröhren und getrenntem Septensystem. C Stöckchen mit 4 Schlundröhren und 4 Septalsystemen. *rr* Richtungssepten.

(Hydra, Lumbriculus), so spricht man von Schizogonie oder auch Architomie, erfolgt die Neubildung der fehlenden Organe wenigstens großenteils schon vor der Durchschnürung (Gonactinia, Microstoma), so liegt eine Paratomie vor.

Mitunter geht der Querteilung eine ungleiche Differenzierung der zukünftigen Teilstücke voran. So bilden beim Palolowurm (Eunice viridis, Fig. 37) die hinteren Körpersegmente vor ihrer Abtrennung nicht bloß die Geschlechtsprodukte aus, sondern sie erfahren auch hinsichtlich der Form und Borstenbewaffnung eine wesentliche Abänderung: die Querteilung ist also in diesem Falle mit einer Metamorphose der Geschlechtssegmente, einer Epitokie, verbunden.

Die Querteilung kann eine mehrfache sein, indem entweder nur das eine Schwestertier oder Zoïd vor der vollständigen Durchtrennung des Muttertieres aufs neue zur Teilung schreitet (Gonactinia, Fig. 35; Naïs, Fig. 36 B), oder indem sich beide gleichzeitig und in rhythmischer Weise in Enkel- und Urenkeltiere zerlegen (Chaetogaster, Fig. 36 A).

Auch die mehrfache Querteilung kann mit einer ungleichen Differenzierung der Ausgangsindividuen und der sich abschnürenden

Teilstücke verbunden sein, insbesondere bildet so die mehrfache Querteilung bei Gonactinia (Fig. 35) die Brücke zur Strobilation[1]) der

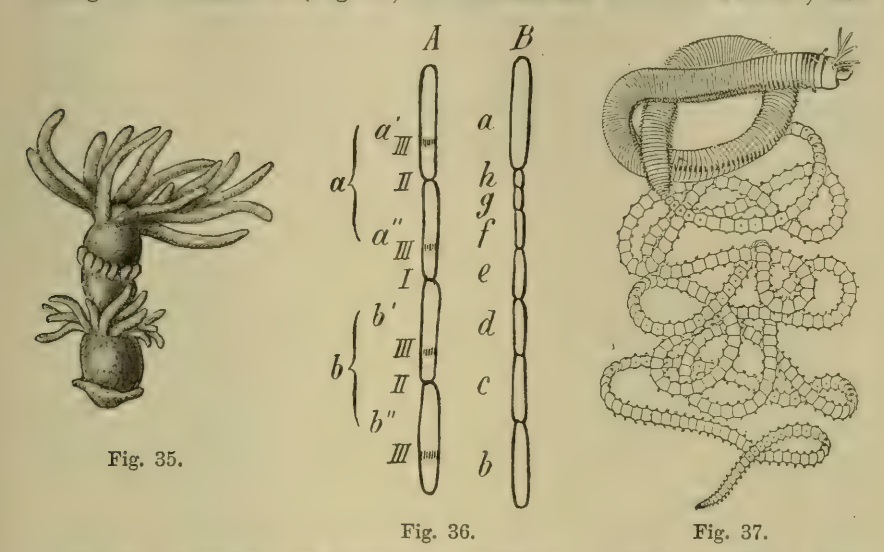


Fig. 35. Fig. 36. Fig. 37.

Fig. 35. Querteilung von **Gonactinia prolifera**. Der distale Sprößling beginnt sich aufs neue zu teilen. Nach CARLGREN aus KORSCHELT und HEIDER.

Fig. 36. Mehrfache Querteilung bei Anneliden. A wiederholte Querteilung beider Schwestertiere **(Chaetogaster)**, B wiederholte Querteilung des einen Sprößlings **(Naïs)**. *I—III* aufeinanderfolgende Teilungsebenen. Nach SEMPER aus KORSCHELT und HEIDER.

Fig. 37. Palolowurm der Samoa- und Fidji-Inseln **(Eunice viridis)**. Natürliche Größe. Der hintere schmale (epitoke) Teil entwickelt die Geschlechtsprodukte und schwärmt an die Oberfläche, die vordere breite (atoke) Wurmstrecke bleibt im Riff. Nach WOODWORTH aus KORSCHELT und HEIDER.

Scyphomedusen (Fig. 38): Der obere Teil des festsitzenden Scyphopolypen oder Scyphostoma grenzt sich, indem er die Charaktere der jungen Meduse

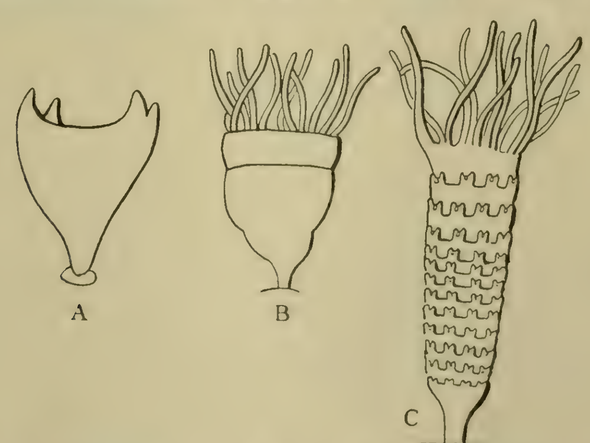


Fig. 38. Strobilation von **Aurelia aurita**. A Junges Scyphostoma mit 4 Tentakelknospen. B Auftreten der ersten Ringfurche. C Aeltere polydiske Strobila. Nach HATSCHECK.

1) στρόβιλος Tannenzapfen.

oder Ephyra entwickelt, mittels einer Ringfurche gegen den unteren Teil ab, und da sich dieser Prozeß, noch vor der Loslösung der ersten Meduse, mehrfach wiederholt, entsteht zunächst die einem Tellersatz ähnliche Strobilaform, deren Glieder später als Ephyren freiwerden. Mit diesem Vorgange, der eine gewisse Aehnlichkeit mit Knospungsprozessen besitzt und daher auch als fortgesetzte terminale Knospung bezeichnet wurde, ist vielfach auch die Abgliederung der Proglottiden vom Bandwurm-Skolex in Beziehung gebracht worden.

Eine andere Reihe von Modifikationen des Querteilungsprozesses findet sich bei den Tunicaten. Bei der Synascidie Amaroecium (Fig. 39) streckt sich das verjüngte Hinterende oder Postabdomen nach der Festsetzung der Larve in die Länge und zerfällt, indem sich ringförmige Einschnürungen bilden, in eine Anzahl von Teilstücken, welche wegen ihrer Entstehung auf vegetativem Wege im Gegensatz zu dem aus dem Ei entstandenen Oozoid als Blastozoide bezeichnet werden. Bei anderen Tunicaten werden eigentliche Stolonen, d.h. schlauchförmige Ausläufer mit mehrschichtiger Wandung gebildet, welche auf Grund von Querteilungsprozessen in Blastozoide zerfallen. Die Entwickelung solcher Stolonen kann am fertigen Tier (Doliolum, Fig. 40) oder auch schon am Embryo (Pyrosoma, Fig. 41) erfolgen.

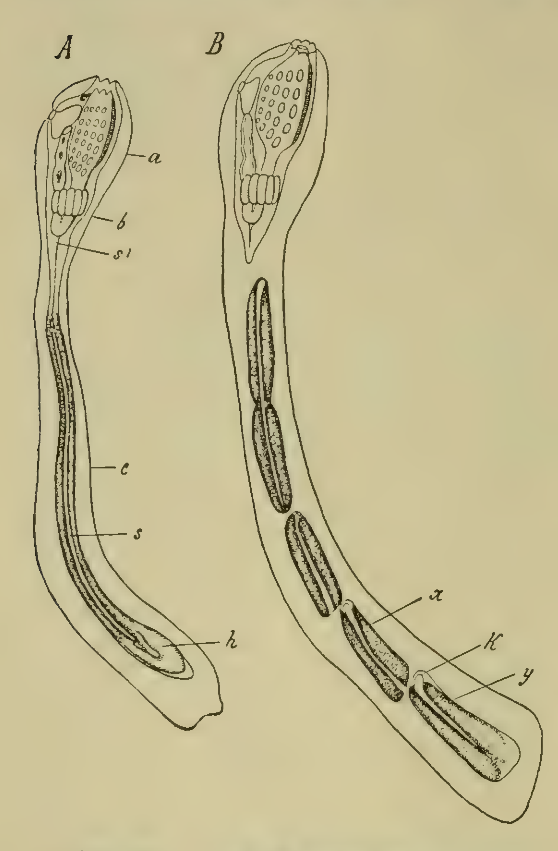


Fig. 39. Junges **Amaroecium** mit langem Postabdomen vor (A) und während der postabdominalen Querteilung (B). Nach Kowalevsky aus Korschelt und Heider. *a* Thorax, *b* Abdomen, *c* Postabdomen, *h* Herz, *k* vorderes aufgetriebenes Ende des Epicards im hintersten Blastozoid, *s* Scheidewand (Epicard), *s'* deren basaler Teil, *x*, *y* abgetrennte Stücke des Postabdomens.

Vielfach kommt den sich quer teilenden Stolonen gleichzeitig die Fähigkeit zu, laterale Knospen (s. unten) zu erzeugen. Darin zeigt sich eine weitere Beziehung der Querteilung zur Knospenbildung.

3) Die **Knospung**, d. h. die von einem wenig umfangreichen Zellkomplex ausgehende Bildung eines neuen Individuums, ist bei Spongien, Cnidarien, Bryozoen und Tunicaten weit verbreitet. In der

Regel stellt sie sich als laterale, d. h. von den Seitenwandungen des Tierkörpers oder seiner Fortsätze entspringende Knospung dar (Fig. 42).

Unter den Würmern weisen diejenigen Cestoden, welche im Blasen- oder Finnenzustand, sei es direkt, sei es durch Vermittlung von Tochter- oder Enkelblasen (Brutkapseln) nicht bloß einen, sondern eine größere Zahl von Scolices bilden (Taenia coenurus, echinococcus, Fig. 43, crassiceps), unter den Anneliden namentlich die Syllideen

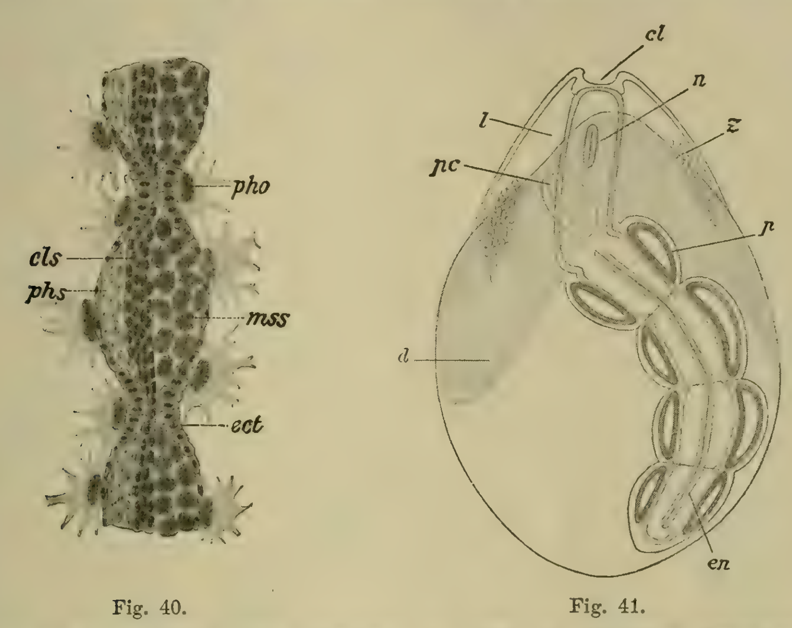


Fig. 40. Fig. 41.

Fig. 40. Abschnitt vom Ventralstolo der Larve von **Doliolum Gegenbauri.** Nach NEUMANN aus KORSCHELT und HEIDER. *cls* Cloakalstrang, *ect* Ektoderm, *mss* Mesodermstrang, *pho* Phorocyten, *phs* Pharyngealstrang.

Fig. 41. **Pyrosomenembryo.** Nach KOWALEVSKY aus KORSCHELT und HEIDER. *cl* Cloakenöffnung, *d* Nahrungsdotter, *en* Endostylfalten, *l* Leibeshöhle des Oozoids, *n* Nervensystem, *p* Peribranchialröhren, *pc* Pericardialsäckchen, *z* „Zellenzone" der Keimscheibe.

typische Knospungsvorgänge auf. Unter letzteren läßt die im Inneren von Hexaktinelliden schmarotzende Syllis ramosa auf Grund mehrfacher lateraler Knospung zahlreiche Schwanzenden entstehen, die eine Ausbreitung des Parasiten im Kanalsystem des Wirtes ermöglichen (Fig. 44), während bei Trypanosyllis am Hinterende des Muttertieres eine reichliche Proliferation von ventralen und seitlichen Knospen eintreten kann (Fig. 45).

Sehr häufig treten Knospungsvorgänge bereits an Embryonen und Jugendformen auf, so an der Larve von parasitischen Narcomedusen und Siphonophoren (Fig. 46), sowie an den Embryonen und Larven mancher Bryozoen (Fig. 47) und Synascidien (Fig. 48).

Wie die Querteilung, so geht auch die Knospenbildung vielfach nicht vom eigentlichen Tierkörper, sondern von schlauchförmigen Ausläufern des letzteren, von Stolonen, aus. Eine solche stoloniale Knospung ist besonders bei Hydroidpolypen, Anthozoen (Fig. 49),

Ascidien (Clavellina) und Salpen (Fig. 50), sowie bei den isolierten Wurmtypen der Pterobranchier (Cephalodiscus, Rhabdopleura) zu beobachten.

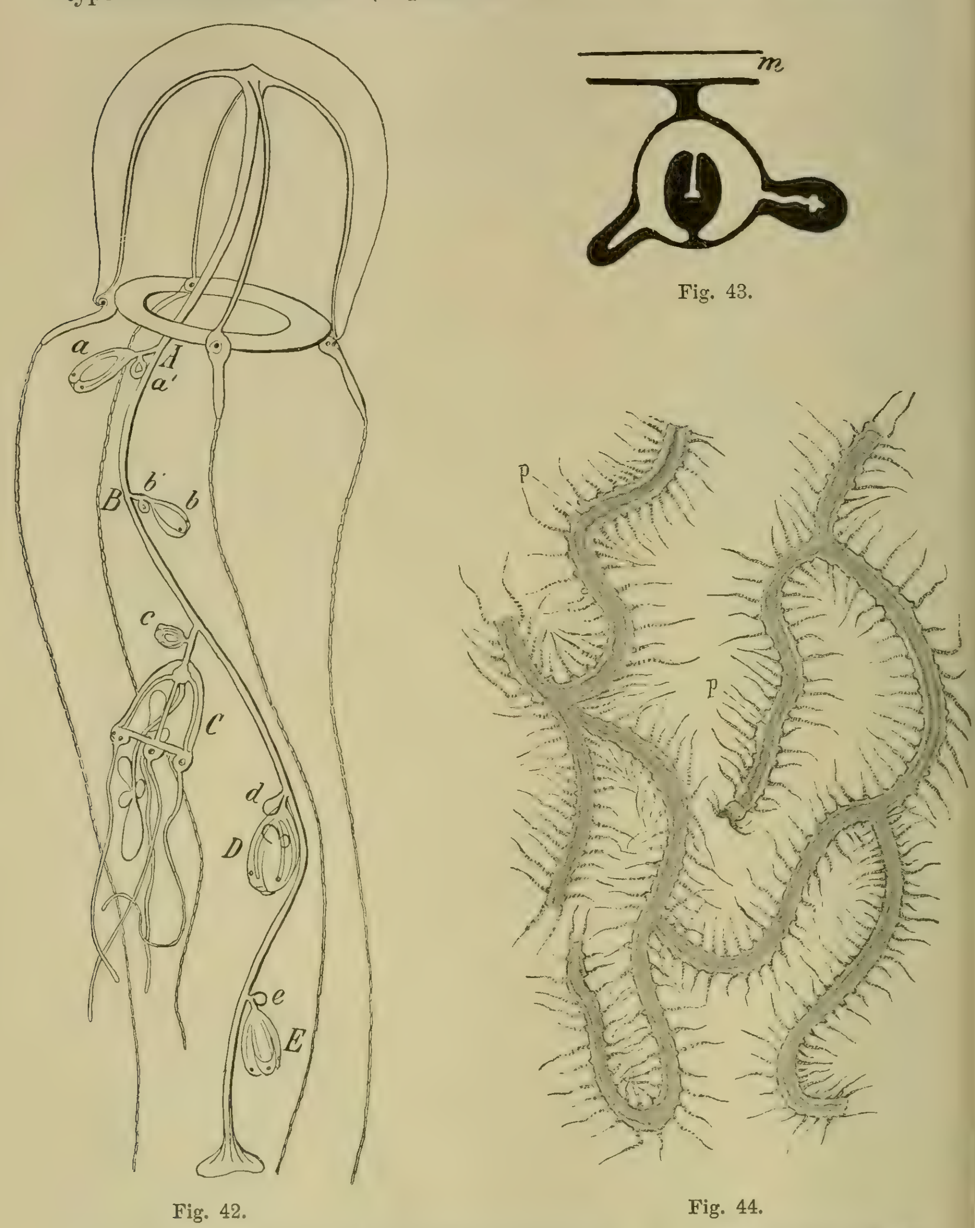


Fig. 42. Fig. 43. Fig. 44.

Fig. 42. **Dipurena dolichogaster** (Sarsiade) mit 5 Knospungsgruppen am Manubrium. Nach Chun aus Korschelt und Heider. C—E Tochterknospen (bei A und B sind die Tochtermedusen schon abgelöst), a—e Ersatzknospen 1. Grades, *a'*, *b'* Ersatzknospen 2. Grades. Manubrium der Tochtermeduse C mit neuen Knospen.

Fig. 43. Brutkapsel von **Taenia echinococcus** mit drei Skolexanlagen. *m* Wand der Mutterblase. Nach Leuckart.

Fig. 44. **Syllis ramosa**. Zum Teil nach McIntosh aus Korschelt und Heider.

Fig. 45. Hinterende von **Trypanosyllis misakiensis**. Nach IZUKA aus KORSCHELT und HEIDER.

Fig. 46. Larven von **Cupulita (Halistemma) picta** mit Sonderung der Anlagen der Einzelindividuen (Pneumatophor, Nährpolyp, ? Tentakel). Nach CHUN aus KORSCHELT und HEIDER. A Planula, B späteres Stadium. *ekt* Ektoderm, *ent* Entoderm, *m* Mundöffnung, *p* der zum Nährpolypen werdende Teil, *pn* Pneumatophor, *t* Tentakelanlage.

Fig. 47. Embryo von **Alcyonella fungosa** mit zwei Polypiden (*p*). *m* Mantelfalte. Nach NITSCHE aus KORSCHELT und HEIDER.

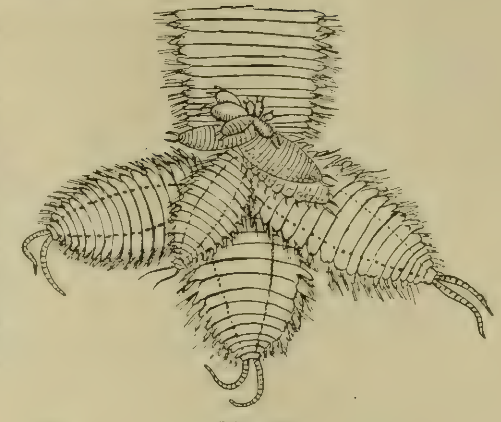


Fig. 45.

A B

pn, *ekt*, *t*, *ent*, *p*, *m*

Fig. 46.

m, *P*

Fig. 47.

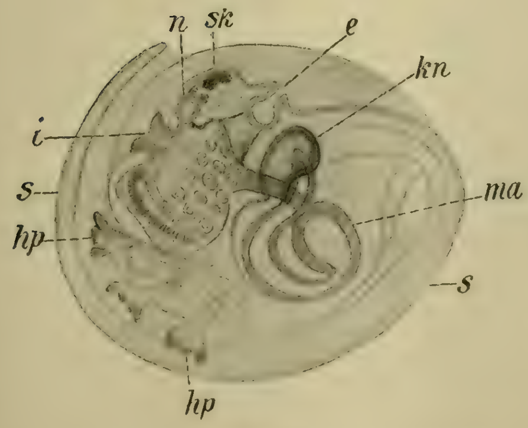


Fig. 48.

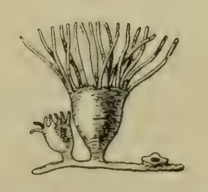


Fig. 49. **Scyphostoma mit Stolonenbildung.** Nach M. SARS aus KORSCHELT und HEIDER.

Fig. 48. Embryo von **Didemnium niveum** mit Knospenanlage. Nach SALENSKY aus KORSCHELT und HEIDER. *e* Egestions-, *i* Ingestionsöffnung, *hp* Haftpapillen, *kn* Knospenanlage, *ma* Magen, *n* Ganglion, *s* Schwanz, *sk* Sinneskörper (Statocyste und Augenblase)

Bei den Bryozoen schließen sich dann an die Stolonenknospung (Fig. 51) weitere Modifikationen der vegetativen Vermehrung an. So entstehen bei manchen Süßwasserformen (Victorella, Paludicella) stoloniale, von einer Chitinkapsel umgebene Knospen, die Winterknospen oder Hibernacula, welche während der Winterruhe auf einer frühen Entwickelungsstufe stehen bleiben, um erst im Frühjahr frei zu werden und neue Stöckchen aus sich hervorgehen zu lassen. Die Schwimmgürtel-Statoblasten anderer Formen (Fig. 52) sind wohl als

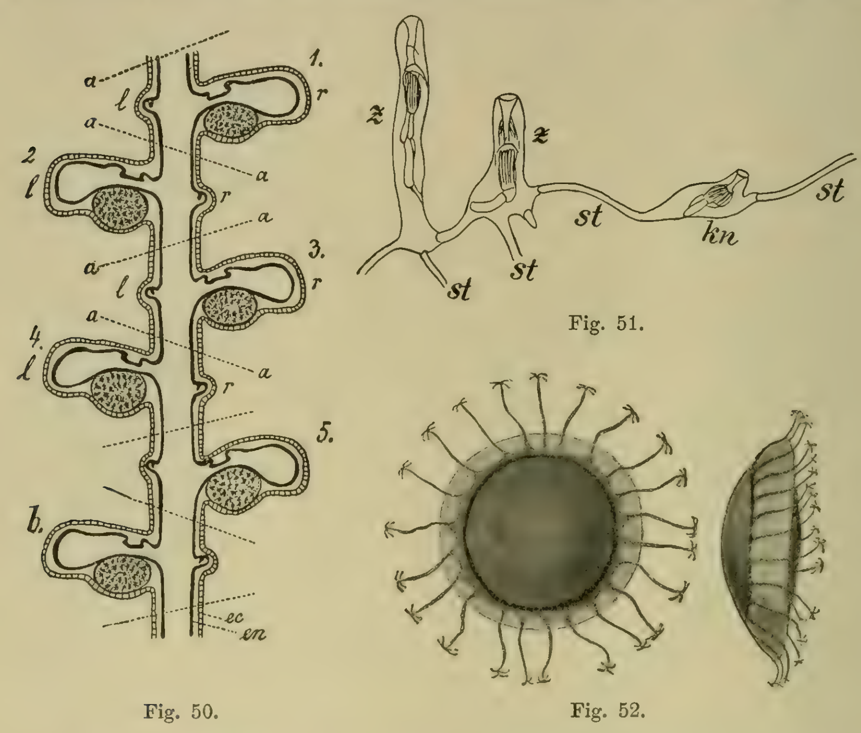


Fig. 50. Fig. 51. Fig. 52.

Fig. 50. **Salpenstolo** nach seitlicher Verlagerung der zunächst hintereinander gelegenen Blastozoide. Nach Brooks aus Korschelt und Heider. *r* und *l* rechte und linke Reihe der Einzelindividuen (1—6), *aa* deren Trennungslinien, *ec* Ektoderm, *en* Entoderm.

Fig. 51. Stolo von **Victoriella**. Nach Kräpelin aus Korschelt und Heider. *kn* Knospe, *st* Stolo, *z* Zoöcium (Einzeltier).

Fig. 52. Statoblasten von **Cristatella mucedo** von unten und von der Seite. Nach Kräpelin aus Korschelt und Heider.

modifizierte, im Interesse eines größeren Schutzes ins Innere des Stockes verlagerte Winterknospen, also als innere Brutknospen aufzufassen.

Auf anderem Wege scheinen die Schwämme zur Entwickelung innerer Brutknospen gelangt zu sein. An Fälle von typischer Lateralknospung (Leucosolenia) reiht sich hier zunächst die Bildung äußerer Brutknospen an, d. h. von Tochterindividuen, die in größerer Zahl als keulenförmige Erhebungen an der Peripherie des Muttertieres ihre Entstehung nehmen und sich von letzterem in einem noch wenig differenzierten Zustande loslösen (Tethya, Fig. 53,

Lophocalyx). Die äußeren Brutknospen sind auch dadurch von den gewöhnlichen Lateralknospen unterschieden, daß ihre Ausgangszellen (Archäocyten) aus dem Inneren des Schwammes stammen, und so



Fig. 53. **Tethya maza** mit äußeren Brutknospen. Nach SELENKA aus KORSCHELT und HEIDER.

bilden sie eine natürliche Brücke zu den bei Süßwasserschwämmen verbreiteten inneren Fortpflanzungskörpern, den Gemmulae oder Dauerknospen (Fig. 54), welche ebenfalls aus Komplexen von Parenchymzellen ihre Entstehung nehmen, aber, im Gegensatz zu den äußeren Brutknospen von Tethya u. a., während der Winterruhe, von einer kompliziert gebauten, mehrfachen Hülle umgeben, in dem absterbenden Schwamme liegen bleiben.

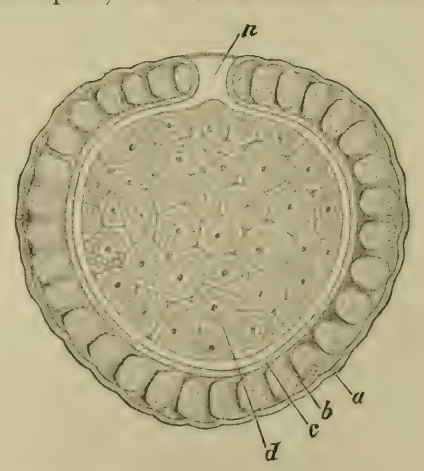


Fig. 54. Gemmula von **Ephydatia fluviatilis.** Nach VEJDOVSKY aus KORSCHELT und HEIDER. *a* äußere Cuticularmembran, *b* Amphidiskenschicht, *c* innere Cuticularmembran, *d* Keimkörper, *p* Porus.

b) Tierstöcke.

Wenn sich die Tochtertiere vom Muttertier nicht lostrennen, sondern mit ihm im morphologischen Zusammenhange bleiben, so führt die vegetative Vermehrung zur Stockbildung. Stockbildende Formen finden sich unter den Schwämmen, Hydrozoen, Anthozoen, Bryozoen und Tunicaten.

Vielfach wird für die Tierstöcke auch die Bezeichnung Kolonien angewandt, wie denn überhaupt dieser Ausdruck für sehr verschiedene Tierformen, z. B. auch für die plasmodial gebauten Protozoen („koloniebildende“ Radiolarien) Verwendung findet. Es mag indessen vielleicht zweckmäßig sein und auch dem allgemeinen Sprachgebrauch mehr entsprechen (vgl. „Vogelkolonie“, „Reiherkolonie“), wenn man, sowohl bei Viel-, wie auch bei Einzelligen, nur dann von Kolonien redet, wenn die Individuen in keinem oder wenigstens in keinem engeren organischen Zusammenhang miteinander stehen und nicht oder nur in geringerem Grade gegeneinander differenziert erscheinen: man wird also allenfalls einen Pyrosomenzapfen noch als Kolonie bezeichnen können, während die Synascidien wirkliche Stöcke darstellen, und ebenso wird man auch bei denjenigen Volvocineen, deren Individuen nur durch Gallerte oder höchstens durch dünne Plasmabrücken miteinander verbunden sind, noch von Kolonien sprechen dürfen.

Wenn man innerhalb der Welt der cellulär gebauten Organismen unter Individuen 1. Ordnung selbständige Zellen (einzellige Organismen, reife Geschlechtszellen) und unter Individuen 2. Ordnung oder Personen[1]) selbständige Zellverbände, also in erster Linie die solitär lebenden, aus verschiedenartigen Geweben und Organen zusammengesetzten Vielzelligen versteht, so können die Tierstöcke, da sie ihrerseits Verbände von Personen darstellen, als Individuen 3. Ordnung bezeichnet werden. Das Wort Individuum wird dabei freilich nicht in seinem strengen Sinne angewandt, insofern z. B. die einfacher gebauter Tierstöcke keineswegs als unteilbare Lebenseinheiten erscheinen, deren dauernde Existenzfähigkeit und physiologische Vollständigkeit auf dem Vorhandensein sämtlicher Teile beruht, sondern in hohem Maße der Teilbarkeit unterliegen.

Mit der durch vegetative Vermehrung bedingten Stockbildung ist sehr häufig eine morphologische Differenzierung und physiologische Arbeitsteilung, ein Di- oder Polymorphismus, verbunden. Im Hinblick darauf kann man drei Haupttypen von Stöcken unterscheiden: einfache Stöcke, deren Personen alle gleichwertig sind, differenzierte Stöcke mit di- oder polymorphen Einzeltieren, welche letztere ihrer Entstehung, ihrer gegenseitigen Anordnung und ganzen Beschaffenheit nach durchaus noch den Charakter von Personen haben, und personifizierte Stöcke, bei denen die gleichartig gebauten Einzeltiere so eng miteinander verbunden sind oder, im Fall Polymorphismus besteht, die Arbeitsteilung so weit gediehen ist, daß der ganze Stock als eine Person und die Einzeltiere, welche ihn zusammensetzen, als Organe dieser Person erscheinen. Zu der ersten Gruppe gehören die einfacher gebauten Spongien-, sowie die Korallenstöcke, zu der zweiten manche Hydroidpolypen und Bryozoen, sowie Doliolum. Beispiele für die dritte Gruppe stellen einerseits der Badeschwamm, andererseits die Schwimmpolypen dar.

Den echten oder primären Tierstöcken, deren Einzeltiere durch vegetative Vermehrung eines Muttertieres ihre Entstehung nehmen und also genetisch unmittelbar miteinander zusammenhängen, sind die durch Verschmelzung ursprünglich selbständiger

1) Die Bezeichnung „Person“ hat in diesem Zusammenhang verschiedene Anwendung gefunden. Dem Sprachgebrauch dürfte jedoch die Gleichsetzung Person = vielzelliges Individuum am meisten entsprechen.

Individuen (durch Konkreszenz oder Aggregation) entstehenden sekundären Stockbildungen bei Schwämmen, Korallen und Monascidien gegenüberzustellen.

Besondere Verhältnisse finden sich bei Doliolum. Hier bildet das Oozoid an seinem ventralen, am Hinterende des Endostyls entstehenden Stolo (Fig. 40) auf Grund von Querteilungsvorgängen zahlreiche Knospen, welche sich loslösen und, unter Mitwirkung besonderer amöboid beweglicher Transport- oder besser Vorspannzellen (Phorocyten, Fig. 40, *pho*) nach dem Rückenfortsatz oder dorsalen Stolo wandern (s. oben). Indem sich die Knospen an letzterem in bestimmter Anordnung festsetzen, findet eine Differenzierung in Pflegetiere (Phorozoide) und Urgeschlechtsknospen (Protogonozoide) statt, welche letztere auf dem Wege der Knospung die Geschlechtsknospen (Sexualblastozoide) entstehen lassen. Diese setzen sich dann an den Stielen der späterhin vom Stock sich ablösenden Pflegetiere fest.

Augenscheinlich kann man bei Doliolum nicht von einem primären Stock im obigen Sinne des Wortes reden, insofern die am Rückenfortsatz vereinigten Individuen nur zum Teil in unmittelbarem genetischen Zusammenhang stehen. Vielmehr zeigen sich gewisse Anklänge an die erwähnten Konkreszenzen, sowie an die Verhältnisse bei den Salpen, wo die am Stolo entstandenen Kettensalpen unter gleichzeitiger Rückbildung des Stolos mittelst ihrer Haftpapillen in sekundäre Verbindung treten.

c) Progressiver Generationswechsel.

Indem in den aufeinanderfolgenden Generationen geschlechtliche und vegetative Vermehrung miteinander wechseln, kommt auch bei zahlreichen Vielzelligen ein Generationswechsel zustande, und zwar diejenige Form, die man als Generationswechsel im engeren Sinne, als progressiven Generationswechsel oder Metagenesis bezeichnet.

Den Gegensatz bildet bei den Vielzelligen einerseits der primäre Generationswechsel der höheren Pflanzen, d. h. der Wechsel zwischen Amphigonie und primärer Monocytogonie, und der regressive Generationswechsel oder die Heterogonie, d. h. der Wechsel von geschlechtlicher Vermehrung und sekundärer Monocytogonie (Parthenogenesis oder Pädogenesis).

Von den drei Haupttypen der vegetativen Vermehrung kommen für den Generationswechsel der Metazoen hauptsächlich Querteilung und Knospung in Betracht. Im letzteren Falle ist der Generationswechsel in der Regel mit Stockbildung und Polymorphismus verbunden.

1) Ein Wechsel von Querteilung und geschlechtlicher Fortpflanzung findet bei Scyphozoen, Rhabdocölen, Anneliden, sowie bei einigen Ascidien statt. Am wenigsten ausgesprochen ist der Generationswechsel bei den Rhabdocölen (Microstoma) und bei einigen Anneliden (Lumbriculus, Chaetogaster), bei welchen sich das Stammtier meist auf Grund wiederholter Querteilungsprozesse (Schizogonie, Architomie) in eine größere Anzahl von gleichartigen Sprößlingen aufteilt, welche nach der Auflösung der so entstandenen Kette volle Geschlechtsreife erlangen (S. 82). So

kann z. B. bei Microstoma auf eine Reihe von vegetativ sich vermehrenden Frühlings- und Sommergenerationen eine abschließende Herbstgeneration folgen, deren Sprößlinge sich geschlechtlich vermehren und Dauereier bilden. Doch treten gerade bei dieser Form mannigfache Unregelmäßigkeiten auf, so daß der Generationswechsel noch wenig ausgeprägt erscheint.

Während in diesen Fällen eine vollständige Aufteilung des Stammtieres in eine Anzahl von Individuen erfolgt und diese im wesentlichen gleichartig sind, gliedern sich bei zahlreichen Formen von dem Ausgangsindividuum Teilstücke von andersartiger Beschaffenheit ab, es tritt also ein Gegensatz zwischen Stammtier und Sprößlingen (Zoiden) hervor und der Generationswechsel erfährt dadurch auch nach der morphologischen Seite hin eine stärkere Betonung. Dies ist der Fall bei manchen Anneliden (Autolytus, Myrianida, Naïs) und in ähnlicher Weise bei verschiedenen Cölenteraten, besonders bei Gonactinia, Fungia und den Scyphozoen, bei welch letzteren bereits auch die engen Beziehungen zwischen festsitzender Lebensweise, Stockbildung und Generationswechsel in deutlicher Weise hervortreten. Auch die meisten Cestoden könnten hier herangezogen werden, wofern man die Bandwurmkette als einen Tierstock betrachten und also von einer Polyzootie der Cestoden reden will.

Sehr mannigfaltige Formen weist der mit Querteilungsprozessen verbundene Generationswechsel innerhalb der Gruppe der Tunicaten auf. Einerseits zeigen manche Ascidien (Amaroecium) noch ähnliche Verhältnisse, wie die Rhabdocölen, indem nach Querteilung des mütterlichen Postabdomens (Fig. 39) sowohl das Stammtier als die Sprößlinge oder Blastozoide zur geschlechtlichen Vermehrung schreiten. Auf der anderen Seite macht sich bei Pyrosoma, Salpa und Doliolum zwischen dem aus dem Ei hervorgegangenen Individuum (Oozoid oder Amme) und den von ihm erzeugten Blastozoiden eine stärkere Differenzierung bemerklich, sei es, daß ersteres schon nach der Ausbildung der ersten vier Blastozoide der Degeneration anheimfällt (Pyrosoma, Fig. 41) oder als freilebende Solitärform in einen schärferen morphologischen und physiologischen Gegensatz zu den von ihm erzeugten, kettenartig verbundenen Geschlechtstieren tritt (Salpa, Doliolum).

2) Auch beim Wechsel zwischen Knospung und geschlechtlicher Fortpflanzung treten sehr verschiedene Typen, insbesondere auch verschiedene Abstufungen hinsichtlich des morphologischen und biologischen Gegensatzes zwischen den geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Generationen hervor.

Den Ausgangspunkt für die Entwickelung manches dieser Typen mögen Verhältnisse, wie sie bei Hydra vorliegen, geliefert haben. Hier ist dasselbe Individuum zu geschlechtlicher und vegetativer Vermehrung fähig, und zwar folgt im allgemeinen auf eine Periode der Knospung die Bildung befruchtungsbedürftiger Dauereier. Es kann aber unter Umständen auf die Eiproduktion wieder die Rückkehr desselben Individuums zu vegetativer Vermehrung erfolgen, in ähnlicher Weise, wie dies bei manchen Rhabdocölen beobachtet wurde.

Eine allmähliche Trennung der Generationen findet man auch bei den sozialen Ascidien (Clavellina) angebahnt, insofern hier das Oozoid die Fähigkeit zur geschlechtlichen Vermehrung besitzt und außerdem an seinem Stolo die Blastozoide entwickelt, die ihrerseits einen rein geschlechtlichen Charakter aufweisen. Ein ähnliches Ver-

hältnis liegt bei einigen Cestoden (Taenia coenurus und echinococcus) vor, wofern man den zuerst an der Blase entwickelten „Primärskolex“ mit dem Oozoid, die sekundären, in seiner Umgebung hervorknospenden Scolices mit den Blastozoiden vergleicht und im übrigen die Entwickelung des Kettenwurmes aus dem Ei und dem Blasenwurm (im Sinne einer „Monozootie“) als die zur Geschlechtsreife führende Ontogenese eines Einzeltieres betrachtet.

Bei anderen Formen kommt eine morphologische und biologische Differenzierung der Generationen hinzu, so daß die vegetativ sich vermehrende Ammengeneration immer schärfer von der Geschlechtsgeneration unterschieden wird. Das ist bei den Syllideen der Fall, ferner bei einigen Ascidien (Botryllus, Distaplia), bei welchen das Oozoid nach der Produktion der ersten Blastozoide eine Rückbildung erfährt, und endlich bei solchen Bryozoen, bei welchen am „sterilen“ Individuum die „fertilen“ Geschlechtsknospen, bzw. modifizierte, zur Aufnahme und Entwickelung der Eizellen bestimmte Individuen (Ovicellen) durch Knospung ihre Entstehung nehmen.

Besonders scharf ist dann der metagenetische Generationswechsel bei denjenigen Hydroidpolypen ausgebildet, bei welchen sich die durch Knospung entstehenden Geschlechtsindividuen als freischwimmende Medusen vom Stocke loslösen, wobei dem Gegensatz zwischen festsitzender und freischwimmender Lebensweise ein weitgehender Dimorphismus der Generationen entspricht.

Neben dieser stark ausgeprägten Form des Generationswechsels treten allerdings gerade bei den Hydroidpolypen auch Erscheinungen auf, die auf eine sekundäre Rückbildung des Generationswechsels zurückgeführt werden können. In vielen Fällen kommt es nämlich nicht zur Loslösung von Geschlechtstieren, vielmehr bleibt die Entwickelung auf der Organisationsstufe des polymorphen Tierstockes stehen, und es lassen sich manche Gründe für die Annahme anführen, daß in diesen Fällen die als Träger der Geschlechtsprodukte dienenden Personen (die „medusoiden“ Gonophoren oder Gonozoide von Pennaria, Tubularia u. a.) zurückgebildete, sessil gewordene Medusen darstellen. In anderen Fällen spricht allerdings Vieles dafür, daß die Umwandlung der Polypen in sessile Geschlechtspersonen im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwickelung in direkt-progressiver Weise und nicht auf dem Umweg über freischwimmende und sessil gewordene Medusen stattgefunden hat (Sporosacs oder Sporophoren von Cordylophora u. a.).

Rückbildungsprozesse der ersteren Art haben vermutlich auch bei den Siphonophoren zur Einziehung der Geschlechtsgeneration in den freischwimmenden Tierstock geführt. Eine andere Frage ist es, inwieweit auch die medusenähnlichen Einzeltiere, welche in Gestalt der Luftflaschen und Schwimmglocken eine von der geschlechtlichen Funktion vollkommen abweichende Aufgabe erfüllen, unter diesen Gesichtspunkt fallen.

d) Zurückverlegung der Keimstätten.

Sowohl in der ersten als in der zweiten Hauptgruppe von metagenetischen Formen kehrt die Erscheinung wieder, daß die Geschlechtszellen gar nicht in den die Geschlechtsgeneration darstellenden In-

dividuen zur Anlage und ersten Entwicklung kommen, sondern in Teilen des Tierstockes, welche einer der früheren, ungeschlechtlich sich vermehrenden Generationen zuzurechnen sind, und daß sie erst nachträglich in die Geschlechtsgeneration verlagert werden. So kann bei den Hydroidpolypen eine Einwanderung der Geschlechtszellen aus anderen Teilen des Stockes in die Gonophoren beobachtet werden (Fig. 55) und dieser Vorgang läßt sich am besten in der Weise deuten, daß hier im Laufe der Stammesgeschichte eine Zurückverschiebung der Keimstätte vom Ektoderm des Magenstiels der Medusen in deren Stiel oder sogar in einzelne Zweige des Stockes stattgefunden hat.

In ähnlicher Weise entstehen bei manchen Bryozoen, Ascidien (Botrylliden) und Salpen die Keimzellen zunächst in ungeschlechtlichen Individuen, um von hier aus den ihrer weiteren Ausbildung dienenden Geschlechtsindividuen übermittelt zu werden.

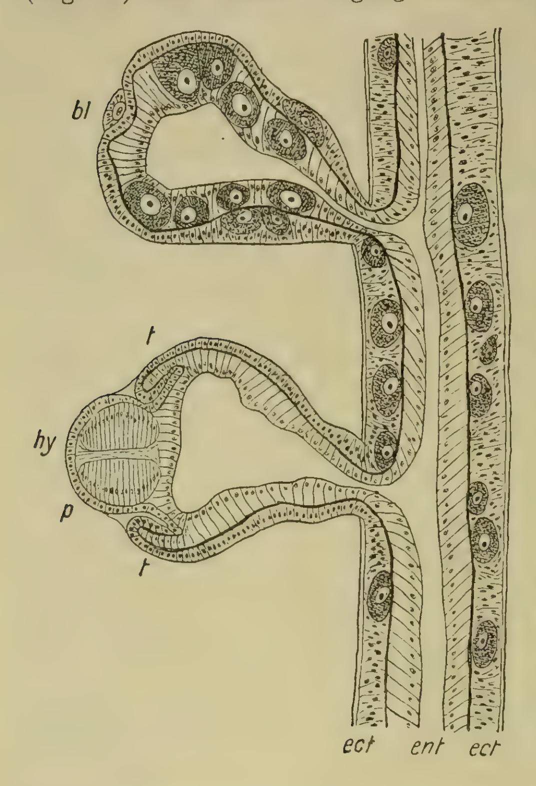


Fig. 55. Wanderung der Keimzellen bei **Eudendrium racemosum.** Nach Weismann aus Korschelt und Heider. Im Ektoderm (*ect*) des Stiels und im Entoderm (*ent*) des Blastostyls (*bl*) zahlreiche Keimzellen. *hy* Hydranthenknospe, *p* Proboscis, *t* Tentakelanlage.

e) Stammesgeschichtliche Zusammenhänge der verschiedenen Vermehrungsarten.

Die vorstehende Uebersicht zeigt die außerordentliche Mannigfaltigkeit, welche besonders die vegetative Vermehrung und der Generationswechsel bei den Metazoen angenommen hat. Es ist nicht einmal innerhalb kleinerer Gruppen immer möglich, die verschiedenen Typen miteinander in einen direkten Zusammenhang zu bringen und unsere, vom Boden der phylogenetischen Betrachtung aus gebildeten Kategorien, Schemata und Reihen versagen vielfach, wenn man sämtliche bei Cölenteraten, Würmern, Bryozoen und Tunicaten vorkommenden Verhältnisse ihnen einzuordnen bemüht ist. Mit dem vorläufigen Charakter vieler stammesgeschichtlicher Kategorien hängt es auch zusammen, wenn bezüglich vieler Fragen zwei scheinbar unversöhnliche Anschauungen einander gegenüberstehen und wenn beide imstande sind, gewichtige Gründe zu ihren Gunsten heranzuziehen, wenn z. B. trotz sorgfältigster Untersuchungen und eingehendster

Diskussion immer noch keine Einigkeit darüber besteht, ob die medusoiden Knospen der Hydroidpolypen regressive oder progressive Stadien darstellen oder ob die Bandwurmketten monozootischer oder polyzootischer Natur sind.

Bei Betrachtungen dieser Art sind natürlich auch die Beziehungen morphogenetischer und physiologischer Art zu berücksichtigen, welche die verschiedenen Typen der vegetativen Vermehrung zu einigen Erscheinungen und Vorgängen anderer Art zeigen, welche allerdings (abgesehen von den vollständigen Doppelbildungen) mit einer Vermehrung der Individuenzahl nichts zu tun haben, wohl aber vielfach mit einer Vermehrung oder wenigstens mit einer Neubildung von Organen verbunden sind und daher als partielle Vermehrungsprozesse zusammengefaßt werden können.

So zeigt die Längsteilung mit der abnormen Entstehung der Doppelbildungen und Organspaltungen (Entstehung identischer Zwillinge durch Spaltung des Keimes, Polydaktylie usw.) gewisse Berührungspunkte, während die Querteilung mit der Metamerenbildung eine große Aenlichkeit aufweist. Insbesondere läßt die Strobilation deutliche Anklänge an die interkalare Metamerenbildung der Anneliden, die von einer vor dem Analsegment gelegenen Wachstumszone ausgeht, erkennen. Die multiplen Knospungsprozesse erinnern an die Proliferation von Organen (Polypharyngie bei Turbellarien, multipler Geschlechtsapparat der Ligula, paarige Geschlechtsorgane bei Taenia [Dipylidium] cucumerina). Ganz besonders eng und wahrscheinlich nicht bloß äußerlicher Art sind aber die Beziehungen, welche die vegetative Vermehrung zu den Erscheinungen der Regeneration verloren gegangener Körperteile und der Autotomie, d. h. der Fähigkeit, einzelne Körperteile abzuwerfen und durch neue zu ersetzen, aufweist, wie denn auch alle vegetativen Vermehrungsprozesse mit Regenerationen verbunden sind und andererseits vielfach Vorgänge angetroffen werden, von denen es zweifelhaft ist, ob spontane Vermehrungsprozesse oder durch äußere Eingriffe hervorgerufene Abschnürungs- und Regenerationserscheinungen vorliegen.

Bei der phylogenetischen Betrachtung der vegetativen Vermehrungsweisen kommt schließlich auch die Frage in Betracht, welche Beziehungen zwischen ihnen und der amphigonen und primär-monocytogonen Fortpflanzung bestehen, ob beispielsweise der bei einzelnen Medusen (Margeliden) gemachten Beobachtung eine allgemeine Bedeutung zukommt, wonach die Knospen aus einzelnen Zellen des Ektoderms ihre Entstehung nehmen und also demselben Mutterboden wie die Geschlechtszellen entstammen und ferner, ob die inneren Brutknospen der Schwämme und Bryozoen wirklich, wie dies oben geschehen ist, von äußeren Brutknospen abzuleiten und nicht vielmehr mit der primär-monocytogonen Fortpflanzung in Verbindung zu bringen sind.

Da bezüglich aller dieser Punkte die paläontologischen Urkunden versagen, so wird noch mehr als bisher versucht werden müssen, auf experimentellem Wege den Zusammenhängen zwischen den einzelnen Formen der Fortpflanzung nachzugehen. Insbesondere wird man auf diese Weise und unter Berücksichtigung teratologischer Vorkommnisse zunächst zu einer genaueren Kenntnis der elementaren Entwickelungsfaktoren, d. h. der bei der Zellteilung,

bei Wachstum, Formbildung und Differenzierung wirksamen chemisch-physiologischen und chemisch-physikalischen Verhältnisse und Vorgänge zu gelangen haben, soweit diese bei der Zeugung, besonders auch bei den Prozessen der Querteilung, Knospung, Brutknospenbildung usw., sowie bei den oben aufgeführten verwandten Erscheinungen in verschiedenen Kombinationen zusammentreten. Dann werden wohl auch manche auf der Grenze zwischen Fortpflanzungsgeschichte und Morphologie stehende Fragen, wie z. B. die nach dem gegenseitigen Verhältnisse der typischen Bandwurmketten, der Liguliden und Dipylidien, oder die nach dem gegenseitigen Zusammenhang der verschiedenen Gonophorenarten der Hydrozoen oder der einzelnen Personen der Siphonophorenstöcke, von neuen Seiten her in Angriff genommen werden können, auch wenn man darauf verzichten muß, die wirklichen stammesgeschichtlichen Beziehungen endgültig aufzudecken.

f) Biologische Bedeutung der verschiedenen Vermehrungsarten.

Auf etwas festerem Boden stehen wir bei der Behandlung der Frage, welche Bedeutung im einzelnen den verschiedenen Vermehrungsarten zukommt und wodurch ihr Auftreten bei bestimmten Phasen der Lebensgeschichte bedingt ist.

Was zunächst die Bedeutung der amphigonen Fortpflanzung anbelangt, so weisen schon gewisse Verhältnisse bei den Protozoen darauf hin, daß die Konjugation, also der für die Amphigonie der Einzelligen charakteristische Prozeß, jedenfalls nichts Direktes mit der Vermehrung der Individuenzahl zu tun hat, wie denn auch als unmittelbare Folge der Konjugation die Individuenzahl in der Regel sogar vermindert wird. Auch gegen die Annahme, daß die Konjugation indirekt auf die Vermehrung einwirkt, indem sie einen Verjüngungsprozeß darstellt, durch welchen das durch zahlreiche aufeinanderfolgende Teilungsakte erschöpfte Protoplasma zu neuer Wachstums- und Vermehrungstätigkeit angeregt wird, sprechen manche Tatsachen, so vor allem der lange Ruhezustand mancher Zygoten, die Erscheinung der Autogamie (S. 62), sowie die Beobachtung, daß Infusorien (Paramaecium) sich mindestens drei Jahre hindurch auf rein agamogenem Wege vermehren können. Die Verbindung der Konjugation mit den cytogonen Vermehrungsakten und damit die Einrichtung der amphigonen Fortpflanzung muß daher noch eine andere Bedeutung haben.

Aehnlich liegen die Verhältnisse bei den Vielzelligen. Zwar scheint auch hier der Befruchtungsakt, indem er offenbar die Eientwickelung auslöst, in engster Beziehung zu den Vermehrungsvorgängen zu stehen, insofern allerdings nicht die Produktion der Fortpflanzungszellen, aber doch die zweite Phase des Vermehrungsprozesses, nämlich die Entwickelung des Eies zum neuen Individuum, von ihm abhängig zu sein scheint. Der Eindruck, daß durch den Befruchtungsakt das Ei zu neuem Leben erweckt wird, hat denn auch zur Aufstellung der älteren „Belebungstheorien" geführt, an welche später die oben erwähnte Verjüngungslehre angeknüpft hat. Indessen zeigen manche Erscheinungen, vor allem das Vorkommen rein parthenogenetischer Organismen (S. 78), daß auch auf dem Gebiete der Vielzelligen die Vermehrung nicht an den Eintritt der Befruchtung geknüpft zu

sein braucht, daß sie vielmehr unter Umständen auch ohne die regelmäßige Wiederkehr von Befruchtungsakten sich in normaler Weise abspielen kann. Befruchtung und Vermehrung stehen also auch bei den Vielzelligen offenbar nicht in dem einfachen Verhältnisse von Ursache und Wirkung zueinander, vielmehr ergeben sich Zusammenhänge anderer Art.

Die Vererbungserscheinungen zeigen nun, daß bei den Nachkommen die Eigenschaften der Eltern und der früheren Vorfahren in verschiedener Weise miteinander verbunden sein können. Offenbar ist dies als eine Wirkung der Befruchtung aufzufassen, insofern ja nur durch diesen Akt die väterlichen Anlagen in den Keim eingeführt werden können und damit eine Amphimixis, d. h. eine Vereinigung väterlicher und mütterlicher Anlagen oder Vererbungstendenzen, ermöglicht wird. Die Beobachtung lehrt nun weiter, daß bei der Befruchtung eine wirkliche Substanzverbindung und nicht etwa bloß eine Uebertragung besonderer Energieformen von der Samenzelle auf das Ei stattfindet. Da ferner jede der Fortpflanzungszellen aus verschiedenen Substanzen zusammengesetzt ist und auch hier die Annahme einer Arbeitsteilung naheliegt, so ist es wahrscheinlich, daß ganz bestimmte Substanzen der väterlichen und mütterlichen Fortpflanzungszellen die Träger der Anlagen, also die Vererbungssubstanz, das Idioplasma oder Keimplasma, darstellen.

In erster Linie gehören wohl dazu diejenigen Substanzen des Zellkerns, welche bei der Kernteilung in die Bildung der Kernschleifen oder Chromosomen (S. 78) eingehen, mag es sich bei diesen Substanzen um die im „ruhenden" Kern auftretenden, färbbaren Chromatinkörnchen (Chromatinerhaltungshypothese) oder um die weniger färbbaren, alveolären Grundsubstanzen des Kerns, das Achromatin (Achromatinerhaltungshypothese) handeln. Vielleicht ist aber auch der Zellleib bei der Uebertragung bestimmter erblicher Eigenschaften direkt beteiligt, sei es das Cytoplasma als Ganzes, sei es die als organbildende Substanzen, Mitochondrien usw. bezeichneten, körnchen- oder fädchenartigen Differenzierungen, die sich vielfach schon in den Fortpflanzungszellen erkennen lassen und bei der Teilung des Eies allen Embryonalzellen oder nur bestimmten Organanlagen zugeteilt werden.

Daß nun die Befruchtung und damit die Amphimixis bei den Vielzelligen gerade mit den Vermehrungsprozessen so eng verbunden ist, hat offenbar den Zweck, sie mit periodisch sich wiederholenden, von den Lebensbedingungen verhältnismäßig unabhängigen Vorgängen zu verknüpfen und damit auch ihre periodische Wiederkehr sicherzustellen. Die Befruchtung ist ferner deshalb gleich in den Beginn des Vermehrungsaktes eingeschaltet, weil sich hier, im einzelligen Stadium des Keimes, die Möglichkeit einer Substanzverteilung am einfachsten und ihre Wirkung am ausgiebigsten gestaltet.

Im besonderen findet nun jene Sicherstellung des periodischen Eintrittes der Amphimixis dadurch statt, daß die Eier der Vielzelligen im allgemeinen befruchtungsbedürftig, d. h. so eingerichtet sind, daß sie sich ohne Befruchtung nicht zu entwickeln vermögen. Das Ei ist dabei offenbar mit Hemmungsvorrichtungen versehen, deren Beseitigung als eine Nebenaufgabe dem Befruchtungsakte zugewiesen ist. Zum Teil liegt die Hemmung wohl darin, daß

nach Ablauf oder während der Reifungsteilungen des Eies (Fig. 15) der Teilungsapparat des letzteren, das Centrosoma oder genauer Ovozentrum, in irgendeiner Weise außer Aktivität gesetzt wird, und die Beseitigung dieser Hemmung würde dann dadurch erfolgen, daß bei der Befruchtung durch die Samenzelle ein neuer Teilungsapparat, nämlich das im Mittelstück gelegene Spermozentrum (Fig. 16, E, *c.a*, Fig. 26 A, *s*), eingeführt wird, welches sich dann in die beiden, bei der ersten Furchungsteilung des Eies wirksamen Centrosomen zerlegt. Doch weisen verschiedene Beobachtungen, insbesondere auch die Befunde an Eiern, die durch künstliche Agenzien chemischer, mechanischer oder thermischer Art zur Entwickelung gebracht werden (künstliche Parthenogenesis), darauf hin, daß es sich bei der Beseitigung der Hemmungen und der Auslösung der Eientwickelung nicht einfach um die Ausstattung des Eies mit einem neuen Mechanismus handelt, sondern daß chemisch-physikalische und chemisch-physiologische Prozesse verschiedener Art (Spaltungsvorgänge, Gerinnungen und Verflüssigungen, Kontraktionen) mit in Frage kommen.

Wenn also die Verbindung der Befruchtung mit Vermehrungsprozessen und damit die Einrichtung der amphigonen Fortpflanzung bei den Vielzelligen in erster Linie die regelmäßige Wiederkehr amphimiktischer Prozesse zum Zweck hat, so erhebt sich die Frage nach der biologischen Bedeutung der letzteren selber. Die Bedeutung der Amphimixis könnte an und für sich dreifacher Art sein: entweder soll durch die Amphimixis ein Ausgleich von Störungen, eine Unterdrückung ungünstiger Variationen durch „Zufuhr frischen Blutes“, im ganzen also eine Nivellierung der Unterschiede und die Erhaltung der Artkonstanz bewirkt werden; zweitens könnten günstige Anlagen durch Summierung verstärkt werden; und schließlich wäre es möglich, daß durch Verbindung verschiedener Anlagen neue Kombinationen gebildet und damit den Naturzüchtungsprozessen neue Variationen dargeboten werden. Tatsächlich dürfte jede dieser Möglichkeiten unter bestimmten Verhältnissen in Betracht kommen, doch fehlt es, zumal da die bei domestizierten Formen gemachten Erfahrungen nicht ohne weiteres auf die freilebenden übertragen werden können, noch an bestimmten Anhaltspunkten für die Beantwortung der Frage, welches die wichtigste Bedeutung der Amphimixis in der freien Natur ist.

Die bei den Vielzelligen gewonnenen Anschauungen können wohl auch auf die Einzelligen Anwendung finden, und man wird demnach zusammenfassend sagen können, daß sowohl bei Einzelligen, wie bei Vielzelligen die Verbindung der Zellpaarungsprozesse mit der cytogonen Vermehrung und damit die Einrichtung der amphigonen Fortpflanzung im wesentlichen die regelmäßige Wiederkehr der amphimiktischen Prozesse ermöglichen soll.

Während nun bei zahlreichen Einzelligen die amphigone Fortpflanzung zwischen den monogonen Vermehrungsprozessen mehr als ein periodisch wiederkehrender Zwischenakt erscheint und z. B. bei den Infusorien der Konjugationsakt selbst von den vorhergehenden und nachfolgenden Vermehrungsphasen durch eingeschobene rudimentäre Teilungsvorgänge in schärferer Weise abgetrennt sein kann, ist bei den höheren Vielzelligen Befruchtung und cytogone Fortpflanzung

in nahezu konstanter Weise in eine enge Verbindung getreten, so daß die geschlechtliche Fortpflanzung geradezu als die normale, bei den Mollusken und Wirbeltieren als die ausschließliche Vermehrungsweise und gewissermaßen als die Kulmination aller Lebensprozesse erscheint.

Der amphigonen Vermehrung kommt nach dem obigen offenbar eine fundamentale biologische Bedeutung zu, wie schon aus ihrer fast allgemeinen Verbreitung zu erschließen ist. Im Gegensatz dazu besitzen die verschiedenen Typen der ungeschlechtlichen Vermehrung eine je nach der Tiergruppe und je nach den Lebensverhältnissen vielfach wechselnde Bedeutung. Unter den cytogonen Vermehrungsformen ist, wie bereits angedeutet, die Agamogonie die gewöhnliche Fortpflanzungsweise der Einzelligen. Bei den vielzelligen Tieren kommt die primäre Monocytogonie nicht vor, dagegen hat die sekundäre Monocytogonie bei verschiedenen Tiergruppen eine wichtige Bedeutung gewonnen.

Die Bedeutung speziell der Parthenogenesis liegt in erster Linie in der Erhöhung der Fruchtbarkeit. Denn wenn alle Individuen Weibchen sind, so wird schon in der ersten Generation die Menge der in einer Tierkolonie produzierten Eier verdoppelt, und da die Vermehrung in geometrischer Progression wächst, so tritt der Vorteil der parthenogenetischen Vermehrung gegenüber der geschlechtlichen in den folgenden Generationen immer deutlicher hervor. Parthenogenesis findet sich daher vorzugsweise bei tümpelbewohnenden Süßwasser-Crustaceen und -Rotatorien, deren Wohnorte im Sommer leicht austrocknen und im Winter zufrieren und welche die nur kurze Zeit andauernden günstigen Lebensbedingungen möglichst zur Vermehrung der Individuenzahl auszunützen suchen. Bei verschiedenen Insekten (Gallwespen, Blattläuse) kommen ähnliche Verhältnisse in Betracht, während bei den staatenbildenden Formen verwickeltere Zusammenhänge zwischen Jahreszeitenwechsel, Polymorphismus und Parthenogenesis bestehen. Auch bei den Trematoden hängt offenbar die pädogenetische Vermehrung mit den günstigen Lebensbedingungen der parasitischen Jugendformen zusammen.

Wenn einmal in einer Tiergruppe die Tendenz zu parthenogenetischer Vermehrung besteht, so kann sie unter sehr verschiedenen Lebensverhältnissen zur Ausbildung und sogar zu extremer Entwickelung gelangen, wie denn z. B. manche in großen Alpenseen lebende Cladoceren die Amphigonie anscheinend vollkommen aufgegeben haben und selbst manche marine Cladoceren-Formen die parthenogenetische Vermehrung in Form der Pädogenesis aufweisen.

Sehr verschieden ist auch die Bedeutung der einzelnen Formen der vegetativen Vermehrung. Während bei der Querteilung mancher Süßwasser-Turbellarien und -Anneliden ähnliche teleologische Beziehungen zwischen den Lebensbedingungen und der Einrichtung der ungeschlechtlichen Vermehrung bestehen mögen, wie bei den parthenogenetisch sich fortpflanzenden Crustaceen — für die Turbellarien lassen sich sehr enge kausale Beziehungen nachweisen —, kommt der Knospung namentlich bei festsitzenden Formen eine vielseitigere, nicht bloß auf die einfache Vergrößerung der Vermehrungsziffer bezügliche Bedeutung zu. Für festsitzende Tiere ist es im Interesse des Schutzes und der Ernährung von Vorteil, individuenreiche Stöcke zu bilden. Hierbei stellt aber die Knospung die

geeignetste Vermehrungsart dar, weil sie, ähnlich der Sprossung bei höheren Pflanzen, die gleichmäßige Verteilung der Personen in zwei oder drei Richtungen des Raumes ermöglicht. Hat sich aus diesen Gründen in einer Tiergruppe die Fähigkeit zur Knospenbildung bei den festsitzenden Formen eingebürgert, so kann sie auch bei nachträglichem Uebergang zu freischwimmender Lebensweise erhalten bleiben und eine Weiterbildung nach verschiedenen Richtungen hin erfahren (Siphonophoren, Salpen, Pyrosomen).

Teilungs- und Knospungsvorgänge in wechselnder Form können schließlich noch unter ganz speziellen Lebensbedingungen besondere Vorteile gewähren. Es sei nur an die Tänien mit proliferierenden Scolices (S. 85), an den Palolowurm (S. 82) und an die parasitische Syllis ramosa (S. 85) erinnert.

Aus der verschiedenen Bedeutung, welche die nichtgeschlechtlichen Vermehrungsarten für die vielzelligen Tiere besitzen, ergibt sich ohne weiteres, weshalb der Generationswechsel in den einzelnen Gruppen eine so verschiedenartige Form angenommen hat und weshalb er bald als ein mehr unregelmäßiger Wechsel verschiedener Fortpflanzungsweisen, bald als eine streng eingehaltene, rhythmisch sich abspielende Folge hoch spezialisierter Lebensprozesse erscheint.

Literaturverzeichnis.

I. Einleitung. Uebersicht der Vermehrungsarten.

Haeckel, E., *Generelle Morphologie der Organismen. Berlin 1894.*
Hartmann, M., *Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben usw. Biol. Centralbl., Bd. 24, 1904.*
Hertwig, O., *Allgemeine Biologie. 3. Aufl., Jena 1909.*
Hertwig, R., *Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung? Sitz.-Ber. Ges. Morph. Phys., München 1899.*
Lang, A., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl., 2. Lief.: Protozoa, Jena 1901.*
Leuckart, R., *Artikel Zeugung. Wagners Handwörterbuch d. Physiol., Bd. 4, Braunschweig 1853.*
Weismann, A., *Aufsätze über Vererbung. Jena 1892.*
— *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*

II. A. Fortpflanzung der Einzelligen.

Bütschli, O., *Protozoa. Bronns Klassen u. Ordn., Leipzig 1880—1889.*
Borgert, A., *Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripylen Radiolarien usw. I. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 14, 1900.*
— *Dasselbe, II. Arch. f. Prot., Bd. 14, 1909.*
Brandt, K., *Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoeen) des Golfs von Neapel usw. Fauna u. Flora Neapels, Bd. 13, Berlin 1890.*
Calkins, G. St., *The protozoan life cycle. Biol. Bull., Vol. 11, 1906.*
— *Protozoology. New York 1909.*
— *and* ***Cull, S. Wh.***, *The conjugation of Paramaecium aur. (caud.). Arch. Prot., Bd. 10, 1907.*
Caullery, M., *et* ***Mesnil, F.***, *Recherches sur les Orthonectides. Arch. Anat. micr., T. 4, 1901.*
Délage, Y., *et* ***Hérouard, E.***, *Traité de zoologie concrète, T. 1, Paris 1896.*
Distaso, A., *Sui processi vegetativi e sull' incistidamento di Actinophrys sol. Arch. Prot., Bd. 12, 1904.*

Doflein, F., *Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl., Jena 1911.*
Enriques, P., *Die Konjugation und sexuelle Differenzierung der Infusorien. Arch. Prot., Bd. 12, 1908.*
Haecker, V., *Ueber vorbereitende Teilungsvorgänge bei Tieren und Pflanzen. Verh. D. Zool. Ges., 1898.*
— *Tiefseeradiolarien. Ergebn. d. Dtsch. Tiefseeexp., Bd. 14, 1908.*
— *Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911.*
Hamburger, Cl., *Die Konjugation von Paramaecium bursaria. Arch. Prot., Bd. 4, 1904.*
Hartmann, M., *1904, siehe unter I.*
— *Untersuchungen über den Generationswechsel der Dicyemiden. Mém. Cl. Sci. Ac. R. Belg., N. S., T. 1, 1907.*
— *und* ***Hammer, E.***, *Untersuchungen über die Fortpflanzung von Radiolarien. Sitz.-Ber. d. Ges. Naturf. Freunde, Berlin 1909.*
Hertwig, R., *Ueber die Konjugation der Infusorien. Abh. d. Bayer. Akad. d. Wiss., 2. Kl., Bd. 17, 1889.*
— *Ueber Befruchtung und Konjugation. Verh. D. Zool. Ges. Berlin, 1892.*
— *Ueber Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium. Ebenda, Bd. 19, 1898.*
— *1899, siehe unter I.*
— *Die Protozoen und die Zelltheorie. Arch. Prot., Bd. 1, 1902.*
Keysselitz, G., *Die Entwickelung von Myxobolus Pfeifferi I—II. Ebenda, Bd. 11, 1908.*
— *Studien über Protozoen. Ebenda (Actinophrys).*
Jennings, H. S., *Heredity, variation and evolution in Protozoa. I. Journ. exp. Zool., Vol. 5. II. Proc. Am. Phil. Soc., 1908.*
— *What conditions induce conjugation in Paramaecium. J. exp. Zool., Vol. 9, 1910.*
Klein, L., *Vergleichende Untersuchungen über Morphologie und Biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox. Ber. d. Naturf. Ges. Freiburg, Bd. 5, 1890.*
Lang, A., *1901, siehe unter I.*
Léger, L., *La reproduction sexuée chez les Stylorhynchus. Arch. Prot., Bd. 3, 1904.*
— *et* ***Duboscq, O.***, *L'évolution schizogonique de Aggregata (Eucoccidium) eberthi. Ibid., Bd. 12, 1908.*
Lühe, M., *Bau und Entwickelung der Gregarinen. I. Ebenda, Bd. 4, 1904.*
Maupas, M., *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. Zool. Exp., 2. Sér., T. 7, 1889.*
Oltmanns, Fr., *Morphologie und Biologie der Algen. Jena 1905.*
Prandtl, G., *Die Konjugation von Didinium nasutum. Arch. Prot., Bd. 7, 1906.*
von ***Prowazek, E.***, *Einführung in die Physiologie der Einzelligen. Leipzig u. Berlin 1910.*
Reichenow, E., *Untersuchungen an Haematococcus pluvialis. Arb. aus d. Kais. Reichsgesundheitsamt, Bd. 33, 1909.*
Rhumbler, L., *Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Planktonexpedition. I. Teil, Erg. Pl.-Exp., Bd. 3, L. c., Kiel u. Leipzig 1909.*
Schaudinn, F., *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldi. Anhang z. d. Abh. K. Pr. Akad. d. Wiss. Berlin, 1899.*
— *Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 13, 1900.*
— *Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden. Arb. aus d. Kais. Reichsgesundheitsamt, Bd. 19, 1903.*
— *Generationswechsel und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Ebenda, Bd. 20, 1904.*
— *Neuere Forschungen über die Befruchtung bei Protozoen. Verh. d. Zool. Ges., 1905.*
— *Arbeiten. Herausgeg. mit Unterstützung d. Hamburger wissenschaftl. Stiftung. Hamburg 1911.*
Siedlecki, M., *Étude cytologique et cycle évolutif d'Adelea ovata Schneider. Ann. Inst. Past., T. 13, 1899.*
Winter, F., *Zur Kenntnis der Thalamophoren. I. Untersuchungen über Peneroplis pertusus. Arch. Prot., Bd. 10, 1907.*

II. B. a—d. Geschlechtszellen, Begattung, Befruchtung.

Amma, B., *Ueber die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden. Arch. f. Zellf., Bd. 6, 1911.*
Ballowitz, E., *Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.*
Boveri, Th., *Ref.: Befruchtung. Erg. d. Anat. u. Entw., Bd. 1, 1892.*

Boveri, Th., *Die Entwickelung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschr. f. Kupffer, Jena 1899.*
— *Zellenstudien II. Jena 1888.*
— *Zellenstudien IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jena 1901.*
— *Zellenstudien VII. Jena 1907.*
Buchner, P., *Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung usw. Festschr. f. R. Hertwig, 1910.*
Bütschli, O., *Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 25, 1875.*
Calkins, N. G., *The spermatogenesis of Lumbricus. Journ. Morph., Vol. 11, 1895.*
Conklin, E. G., *Karyokinesis and Cytogenesis etc. of Crepidula. Journ. Ac. Philadelph. (2), Vol. 12, 1902.*
Fick, R., *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 56, 1893.*
Flemming, W., *Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatozoen bei Salam. mac. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 31, 1888.*
Fol, G., *Étude sur le développement des Mollusques Ptéropodes. Arch. Zool. exp. gén., T. 4, 1875.*
Foot, K., *Maturation and fertilization in Allolobophora foetida. Journ. Morph., Vol. 9, 1894.*
Francotte, P., *Recherches sur la maturation etc. chez les Polyclades. Arch. Zool. exp. (3), T. 6, 1898.*
Giardina, A., *Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus. Intern. Mon. Anat. u. Phys., Bd. 18, 1901.*
Haecker, V., *Die Keimbahn von Cyclops. Arch. mikr. Anat., Bd. 49, 1897.*
— *Ueber das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile. Jen. Zeitschr. Naturw., N. F. Bd. 30, 1902.*
— *Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre. Jena 1899.*
Hasper, M., *Zur Entwickelung der Geschlechtsorgane von Chironomus. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 31, 1911.*
Henking, G., *Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I—III. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 49, 51 u. 54, 1890—1892.*
Hermann, F., *Struktur und Histogenese der Spermatozoen. Ergebn. d. Anat. u. Entw., Bd. 2 u. 6, 1893 u. 1897.*
Hertwig, O., *Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies. Morph. Jahrb., Bd. 1—4, 1875—1878.*
— *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Arch. mikr. Anat., Bd. 36, 1890.*
Kahle, W., *Die Pädogenese der Cecidomyiden. Zoologica, 1908, Heft 55.*
Koltzoff, N. K., *Studien über die Gestalt der Zellen. I. Arch. mikr. Anat., Bd. 67, 1906.*
Korschelt, E., *Ueber Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.*
— *und* **Heider, K.**, *Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte. Allg. Teil. Jena 1903—1910.*
von Kostanecki, K., *und* **Wierzejski, A.**, *Ueber das Verhalten der achromatischen Substanzen im befruchteten Ei (Thysa). Arch. mikr. Anat., Bd. 47, 1896.*
von Lavalette St. George, A., *Ueber die Genese der Samenkörper. A. m. A., Bd. 25, 27, 28 u. 30, 1885—1887.*
— *Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Ebenda, Bd. 50, 1897.*
Meves, F., *Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra mac. A. m. A., Bd. 48, 1894.*
— *Ueber Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens. Ebenda, Bd. 54, 1899.*
— *Ueber die sogenannten wurmförmigen Samenfäden von Paludina usw. Anat. Anz., Bd. 19, 1901, Erg.-Heft.*
Rückert, J., *Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz usw. Arch. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.*
— *Die erste Entwickelung des Eies der Elasmobranchier. Festschr. f. Kupffer, Jena 1899.*
Sobotta, J., *Die Befruchtung und Furchung des Eies der Hausmaus. Arch. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.*
Toyama, K., *On the spermatogenesis of the silk worm. Bull. Agr. Coll. Imp. Univ. Tokio, Vol. 2, 1894.*
Van Beneden, Ed., *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Arch. Biol., T. 4, 1883.*
— *et* **Neyt, A.**, *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Asc. még. Bull. Ac. R. Belg. (3), T. 17, 1887.*

Van der Stricht, O., *La formation des deux globules polaires etc. chez Thysanozoon. Arch. Biol., Vol. 15, 1898.*

Waldeyer, W., *Die Geschlechtszellen. O. Hertwigs Handbuch d. Entw.-Lehre, Bd. 1, 1. Teil, Jena 1906.*

Wilson, E. B., *The cell in development and inheritance. 2. Aufl., New York 1900.*

— *and* ***Matthews, A. P.***, *Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm egg. Jahrb. Morph., Bd. 10, 1895.*

Ziegler, H. E., *Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 60, 1895.*

II. B. e. Parthenogenesis, Pädogenesis, Merogonie.

v. Baehr, W. B., *Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen usw. Arch. f. Zellf., Bd. 3, 1909.*

Bataillon, E., *Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique. Arch. Zool. exp. (5), T. 6, 1910.*

Blochmann, F., *Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Univ.-Festschr. Heidelberg, 1886.*

— *Ueber die Richtungskörper bei Insekteneiern. Biol. Centralbl., Bd. 7, u. Morph. Jahrb., Bd. 12, 1887.*

Boveri, Th., *Ueber die Befruchtung und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigeleier. Arch. Entw.-Mech., Bd. 2, 1895.*

— *Zellenstudien VI. Jena 1907.*

Brauer, A., *Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia sal. Arch. mikr. Anat., Bd. 43, 1893.*

Cary, L. R., *The life history of Diplodiscus temporatus. With special ref. to the dev. of the parth. eggs. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 28, 1909.*

Delage, Y., *Études sur la mérogonie. Arch. Zool. Exp. Gén. (3), T. 7, 1899.*

— *Études exp. sur la matur. cytoplasmique et sur la parth. artificielle chez les echinoderms. Ibid. (3), T. 9, 1901.*

— *Nouvelles recherches sur la parth. expér. chez Asterias glac. — Quelques expériences et observ. sur les Astériens. Ibid. (3), 1902.*

Godlewski, E., *Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie. Arch. Entw.-Mech., Bd. 20, 1906.*

Hertwig, R., *Ueber die Entwickelung des unbefruchteten Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur, Leipzig 1896.*

Kostanecki, K., *Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Arch. mikr. Anat., Bd. 64, 1904.*

Kuttner, O., *Mitteilungen über marine Cladoceren. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin 1911.*

Leuckart, R., *Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten. Frankfurt 1858.*

— *Zur Entwickelungsgeschichte des Leberegels. Arch. Naturg., Jahrg. 48, 1882.*

Loeb, J., *On the artif. production of normal larvae from the unfertilized eggs of the sea urchin (Arbacia). Am. Journ. Phys., Vol. 3, 1900.*

— *The chemical character of the process of fertilization etc. Un. Calif. Publ. Phys., Vol. 3, 1907.*

— *Ueber die allgemeinen Methoden der künstlichen Parthenogenesis. Arch. ges. Phys., Bd. 118, 1907.*

Matthews, A. B., *Artificial parth. produced by mech. agitation. Am. Journ. Phys., Vol. 6, 1901.*

Morgan, T. H., *The action of salt-solutions etc. on the eggs of Arbacia. Arch. Entw.-Mech., Bd. 10, 1900.*

Petrunkewitsch, A., *Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 14, 1901.*

Schleip, W., *Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea. Ebenda, Bd. 26, 1908.*

von Siebold, C. Th., *Wahre Parthenogenesis. Leipzig 1856.*

Tichomirow, A., *Die künstliche Parthenogenese bei Insekten. Arch. Anat. u. Phys., Suppl.-Bd., 1886.*

Wagner, N., *Ueber die viviparen Gallenmückenlarven. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 15, 1865.*

Weismann, A., *Ueber die Zahl der Richtungskörper und ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.*

— *und* ***Ischikawa, C.***, *Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb. (An.), Bd. 3, 1889.*

***Wilson**, E. B., Exper. studies in Cytology. I. Artificial parthenogenesis in sea urchin eggs. Arch. Entw.-Mech., Bd. 12, 1901.*
***Winkler**, H., Ueber Merogonie und Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot., Bd. 36, 1901.*

II. B. f. Chromosomen, Reduktionsteilung.

(Es sind nur solche Arbeiten aufgezählt, welche Zusammenstellungen enthalten oder von stärkerem Einfluß auf den Fortgang der Forschung gewesen sind.)

***Boveri**, Th., Zellenstudien I. Jen. Zeitschr., Bd. 21, 1887 (Eireife bei Ascaris).*
— Zellenstudien II. (Befruchtung bei Ascaris; Individualitätslehre.) Ebenda 1888.
— Zellenstudien III. Ebenda, Bd. 24, 1890.
— Ref.: Befruchtung. Erg. Anat. u. Entw., Bd. 1, 1892.
— Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkernes. Jena 1904.
***Della Valle**, P., L' organizzata della cromatina studiata mediante il numero dei cromosomi. Archivio Zool., Vol. 4, 1909.*
***Flemming**, W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. mikr. Anat., Bd. 29, 1887 (heterotypischer Modus).*
***Grégoire**, V., Les résultats acquis sur les cinèses de maturation, I. Cellule, T. 22, 1905.*
— Les cinèses de maturation etc. Ibid., T. 26, 1910.
***Haecker**, V., Die heterotypische Teilung im Cyklus der generativen Zellen. Ber. Nat. Ges. Freiburg, Bd. 6, 1892 (Scheinreduktion).*
— Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. 7, 1904 (Achromatinerhaltungshypothese).
— Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. u. Fortschr. Zool., Bd. 1 1907 (Zusammenstellung).
— Allgemeine Vererbungslehre. Braunschweig 1911 (Zusammenstellung).
***Hertwig**, O., 1890, siehe unter II. B. a—d.*
***Korschelt**, E., 1905, siehe unter II. B. a—d.*
*— und **Heider**, K., 1903—1910, siehe unter II. B. a—d.*
***Lubosch**, W., Ueber die Eireifung der Metazoen usw. Erg. An. u. Entw., Bd. 11, 1901—1902.*
***Matscheck**, H., Ueber Eireifung und Eiablage bei Copepoden. Arch. Zellf., Bd. 5, 1910 (zusammenfassende Untersuchungen über die Eireife der Copepoden).*
***Mc Clung**, C. E., The spermatocyte divisions of the Locustidae. Kans. Univ. Sc. Bull., Vol. 1, 1902.*
— The accessory chromosome — sex determinant? Biol. Bull., Vol. 3, 1902.
***Montgomery**, Th. H., A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa. Trans. Am. Phil. Soc., Vol. 20, 1901.*
— Chromosomes in the Spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera. Ebenda, Vol. 21, 1906.
***Moore**, J. E. S., On the struct. changes in the reprod. cells during the spermatog. of the Elasmobranchs. Qu. J. Micr. Sc., Vol. 38, 1895 (Synapsis).*
***Rabl**, C., Ueber Zellteilung. Morph. Jahrb., Bd. 10, 1885 (Kontinuität der Chromosomen).*
***Rückert**, J., Die Chromatin-Reduktion bei der Reifung der Sexualzellen. Erg. An. u. Entw., Bd. 3, 1893.*
— Zur Eireifung bei Copepoden. Anat. Hefte, Bd. 4, 1894.
***Sutton**, W. S., On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna. Biol. Bull., Vol. 4, 1904 (Regelmäßige Größenverschiedenheiten der Chromosomen).*
***Trinci**, G., L'evoluzione storica del problema della riduzione etc. Archivio Anat. Embr., Vol. 7, 1908.*
***Van Beneden**, Ed., 1883, siehe unter II. B. a—d.*
*— und **Neyt**, A., 1887, siehe unter II. B. a—d.*
***Vejdovski**, F., Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung. Prag 1907. 4°.*
***Vom Rath**, O., Zur Kenntnis der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Arch. mikr. Anat., Bd. 40, 1892.*
***Wilson**, E. B., 1900, siehe unter II. B. a—d.*
— Studies on chromosomes. I—IV. Journ. exp. Zool., Vol. 2—6, 1905—1909 (Heterochromosomen).
***von Winiwarter**, H., Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. Arch. Biol., T. 17, 1901 (Hypothese der Parallelkonjugation).*

III. Vegetative Vermehrung und Allgemeines.

***Braem**, F., Die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vorläufer der geschlechtlichen. Biol. Centralbl., Bd. 30, 1910.*
***Giard**, A., L'autotomie dans la série animale. Rev. scient., T. 39, Paris 1887.*

Giglio-Tos, E., *Les problèmes de la vie. I—IV. Turin u. Cagliàri 1900—1910.*
Götte, A., *Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsindividuen der Hydroidpolypen. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 87, 1907.*
Haeckel, E., *1894, siehe unter I.*
Haecker, V., *1911, siehe unter II.*
Hartmann, M., *1904, siehe unter I.*
Hertwig, O., *Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies usw. Jenaische Zeitschr., Bd. 18, 1884.*
— *1909, siehe unter I.*
von Janicki, C., *Ueber Ursprung und Bedeutung der Amphimixis. Biol. Centralbl., Bd. 26, 1906.*
von Kennel, J., *Ueber Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1888.*
Korschelt, E., und **Heider, K.**, *1903—1910, siehe unter II. B. a—d.*
— *Regeneration und Transplantation. Jena 1907.*
Lang, A., *Ueber den Einfluß der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere usw. Jena 1888.*
Loeb, J., *Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906 u. 1908.*
Morgan, J. H., *Regeneration. N.-Y. Uebers. von M. Moszkowski. Leipzig 1901 u. 1907.*
Seeliger, O., *Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verh. D. Zool. Ges., 1896.*
Spengel, J. W., *Die Monozootie der Cestoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82, 1905.*
Wagner, F. von, *Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgem. Bemerkungen usw. Zool. Jahrb., Bd. 4, 1890.*
— *Rhabdocoelida. Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration. Bronns Kl. u. Ordn. (Turbell.). Leipzig 1908.*
Weismann, A., *Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Jena 1883.*
— *Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena 1881.*
— *Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.*
— *Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.*
— *Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl., Jena 1904.*

Inhalt.

III. Abschnitt.

Allgemeine Lehre vom zelligen Aufbau des Metazoenkörpers (Gewebelehre, Histologie).

Von

Prof. **Arnold Lang**, Zürich.

Mit zahlreichen Figuren.

A. Von der Metazoenzelle im allgemeinen.

Der Körper der Metazoen stellt, wie wir im nächsten Unterabschnitt des näheren darlegen werden, einen kompakten Zellenstaat dar, zusammengesetzt aus einer großen Anzahl verschiedenartiger Zellindividuen, Lebenseinheiten, die sich in die dem Körper zukommenden Lebensverrichtungen teilen. Selbst der Körper der kleinsten, oft mikroskopisch kleinen Metazoen besteht gewöhnlich aus Hunderten von Zellen. Doch gibt es Ausnahmen von dieser Regel, beispielsweise die Dicyemiden, deren Körper aus relativ wenigen Zellen aufgebaut ist. Der Leib der größeren Tiere ist aus Millionen von Zellen zusammengesetzt.

Die Metazoenzelle besteht morphologisch aus jenen drei Hauptbestandteilen, die schon in der Einleitung zu den Protozoen Bd. I erwähnt und charakterisiert worden sind; Cytoplasma, Kern und Centrosoma.

1) Das Cytoplasma oder Zellplasma. Wir sehen hier zunächst gänzlich ab von den unendlich verschiedenartigen Differenzierungen des Protoplasmas der Gewebszellen der Metazoen und von den mannigfaltigen Einschlüssen des Cytoplasmas, Produkten des Stoffwechsels, der Assimilation und Dissimilation, des Aufbaues und Abbaues. Wir beschränken uns vielmehr zunächst auf ein kurzes Resumé der Ansichten von der feinsten Struktur des undifferenzierten Cytoplasmas. Die früher weit verbreitete Ansicht, daß das Protoplasma ein strukturloser zähflüssiger, lebendiger Eiweißkörper sei, hat durch die Evidenz der Resultate zahlreicher subtiler Beobachtungen endgültig aufgegeben werden müssen. Es ist sicher, daß das Protoplasma eine feine, vielleicht komplizierte Struktur besitzt. Doch gehen die Meinungen über dieses Gefüge weit auseinander. Die drei Hauptansichten sind folgende.

a) Die Flemmingsche Lehre von der Fadenstruktur des Protoplasmas, Filartheorie. Das Protoplasma besteht aus feinsten Fädchen, Fibrillen, die miteinander nicht zusammenhängen und in denen kleine Körnchen (Mikrosomen, Plasmo-

somen, Granula) eingelagert sind. Diese Fäden, die zusammen die Filarmasse, das Mitom bilden, sind etwas zähflüssiger und etwas stärker lichtbrechend, als die flüssigere hyaline Zwischenmasse (Interfilarmasse, Paramitom), in der sie liegen.

b) Die Lehre von der Schwammstruktur des Protoplasmas ist vorwiegend mit den Namen FROMMANN, LEYDIG, KLEIN, HEITZMANN verknüpft. Sie nimmt an, daß die feinsten Plasmafibrillen miteinander durch Brücken, Anastomosen verbunden sind, so daß sie ein schwammiges Gerüste bilden, dessen Maschen mit flüssiger, homogener Interfilarmasse erfüllt sind.

c) Die BÜTSCHLIsche Theorie von der Waben- oder Schaumstruktur des Protoplasmas ist diejenige, die sich

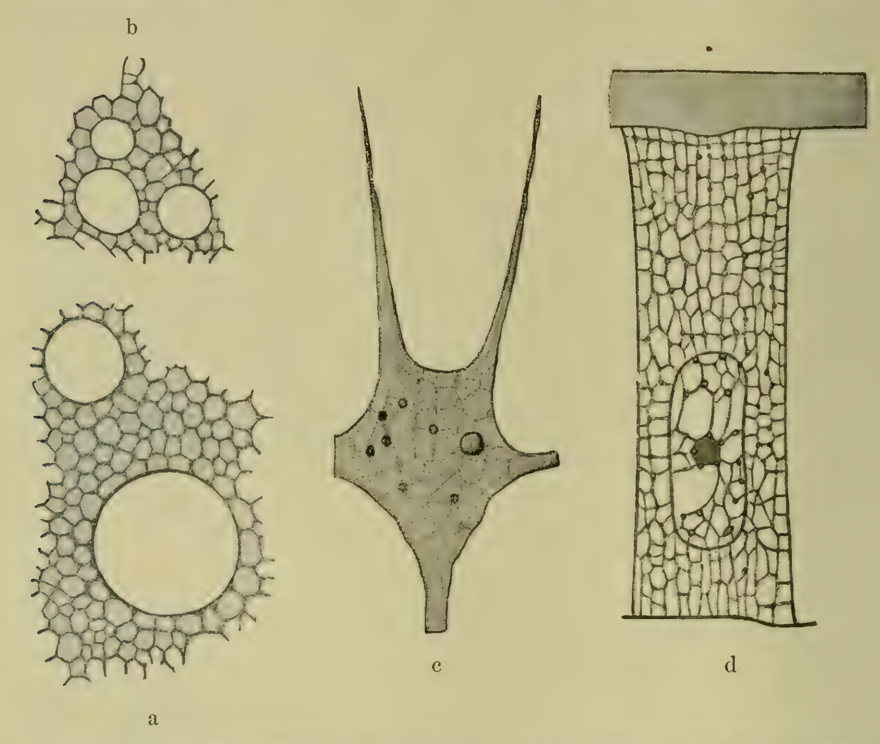


Fig. 56. a Schaumstruktur im intrakapsulären Protoplasma von **Thalassicolla nucleata**. b Schaum aus Olivenöl und Rohrzucker. c Protoplasmastruktur auf einer Pseudopodienausbreitung einer Foraminiferenzelle (**Miliola**). d Protoplasmastruktur einer Epidermiszelle des Regenwurms. Nach BÜTSCHLI aus VERWORN.

gegenwärtig der allgemeinsten Anerkennung erfreut. Von den drei hier angeführten Theorien, die durch minutiöse Untersuchungen sorgfältiger Beobachter gestützt werden, dürfte die BÜTSCHLIsche Theorie sich am besten mit den Erfahrungen über die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas vertragen. Nach BÜTSCHLI sind die kleinen Räumchen im Protoplasma voneinander vollständig abgeschlossene „Zellen". Die Bezeichnung „Zelle" ist hier im Sinne eines abgeschlossenen Raumes gebraucht, etwa im Sinne der geschlossenen

Zellen der Bienenwaben[1]). Die Plasmawände dieser Zellen, die sich gegenseitig polyedrisch abplatten, so daß die Schaumstruktur zustande kommt, sind kolloidaler, etwas zähflüssiger Natur. Sie bilden das Hyaloplasma. Ihr Inhalt, das Enchylema, ist leicht flüssig. Die feinen Körnchen (Mikrosomen) liegen in den Knotenpunkten der Schaumzellen. Auf dem optischen Durchschnitt ergibt das Schaumgefüge des Protoplasmas das Bild eines Netzes (Fig. 56). Die Schaumstruktur kann übrigens in die schwammige übergehen, wenn sich benachbarte Zellen durch Oeffnungen in der Wand miteinander in Verbindung setzen. Gelegentlich wurden in den Wänden verlaufende Fibrillen nachgewiesen. Im übrigen kann das Bild einer fibrillären Struktur dadurch zustande kommen, daß das Gefüge sich nach einer Richtung in die Länge streckt. Es ist BÜTSCHLI gelungen, künstlich mikroskopische Schäume von dem Protoplasma ähnlicher physikalischer Beschaffenheit zu erzeugen, indem er eingedicktes Olivenöl mit Kaliumkarbonat, Kochsalz oder Rohrzucker vermischte (Fig. 56 b). Beigemischte feinste Rußpartikelchen werden in den Knotenpunkten der Zellwände des Schaumes angetroffen. Teile solcher künstlicher Schäume zeigen auf Wasser lange Zeit Bewegungen, die sich von amöboiden Bewegungen nicht unterscheiden lassen. Mit den im vorstehenden besprochenen feinsten Strukturen des undifferenzierten Protoplasmas sind nicht zu verwechseln gröbere Faser-, Schwamm- oder Schaumstrukturen, die durch Ausbildung von Fasern, durch Auftreten verschiedenartiger gröberer Einschlüsse, Fetttröpfchen, Dotterkörner, Eiweißkörner etc. im differenzierten Protoplasma zustande kommen können. Von den letzteren sind die ersteren durch den geringen Durchmesser der Wabenräumchen (Zellen) zu unterscheiden, der selten mehr als 1 μ beträgt.

An der Peripherie der Schäume sind die Wände der Schaumzellen senkrecht zur Oberfläche gestellt, so daß hier eine Schicht zustande kommt, welche mit einer Zellenlage der Bienenwabe Aehnlichkeit hat. Sie wird als Alveolarschicht bezeichnet (vgl. auch die Alveolarschicht des Exoplasmas von Protozoen, Bd. I).

2) Der Kern (Nucleus, Karyon). Seitdem nachgewiesen worden ist, daß die roten Blutkörperchen der Säugetiere, die als kernlos gelten (was neuerdings übrigens bestritten wird), aus kernhaltigen Zellen hervorgehen, hat der Satz volle Gültigkeit, daß ausnahmslos alle Metazoenzellen kernhaltig sind. Ueber den Bau des Kernes der tierischen Zelle ist schon in der Einleitung zu den Protozoa, Bd. I, das Wichtigste gesagt worden. Wir resumieren und ergänzen die Darstellung speziell für die Metazoenzelle.

Im ruhenden Zustande (man versteht darunter die Periode zwischen zwei aufeinanderfolgenden Teilungen, und es ist diese Periode wohl gerade diejenige der Stoffwechselaktivität des Kernes, wo er seinen Einfluß auf die vegetative Tätigkeit des Protoplasmas ausübt) hat der Kern im allgemeinen Bläschengestalt. Das Bläschen ist durchsetzt von einem netzförmigen, schwammigen oder schaumigen Gerüst aus einer nicht färbbaren Substanz, dem achromatischen Linin. Dieses Liningerüst verdichtet sich an der Oberfläche des Kerns

---

1) In den Schilderungen auch bedeutendster Forscher und sonst meisterhafter Darsteller herrscht eine mir unerklärliche Konfusion, die dem Uneingeweihten das Verständnis erschwert, indem die Bezeichnung Wabe bald für die einzelnen „Zellen", bald für das ganze Gefüge oder Konglomerat von „Zellen" verwendet wird.

und ruft das Aussehen einer Kernmembran hervor, oder aber es besteht die Membran aus einer besonderen, nicht färbbaren Substanz, dem Amphipyrenin, das mit dem gleich zu besprechenden Pyrenin verwandt zu sein scheint. Die Maschenräumchen sind mit klarem, farblosem Kernsaft erfüllt. Im ruhenden Kerne kommen stets kuglige, bei den Gewebszellen als Kernkörperchen (Nucleoli), im Kerne (Keimbläschen) der Eizellen als Keimflecke (Maculae germinativae) bezeichnete, im letzteren Falle besonders deutliche und ansehnliche, strukturlose Einschlüsse vor, deren Substanz als Paranuklein oder Pyrenin bezeichnet wird. Es handelt sich um temporär auftretende Produkte des Stoffwechsels. Das Pyrenin wird bei Behandlung mit Osmiumsäure stark lichtbrechend und färbt sich intensiv mit Eosin, Fuchsin und ammoniakalischen Farbstofflösungen. Zu Beginn der Teilung verschwinden die Kernkörperchen. Vielleicht findet ihre Substanz Verwendung zum Aufbau von neuem Chromatin. Nach Ablauf des Teilungsprozesses treten sie wieder auf.

Der wichtigste Bestandteil des Kernes jedoch ist die Chromatin- oder Nucleinsubstanz. Es handelt sich im ruhenden Kern um kleine, in großer Zahl dem Liningerüst eingelagerte Körnchen oder Stäbchen einer Substanz, welche Phosphorsäure enthält und eine große Verwandtschaft zu Farbstoffen besitzt, sich aber im Gegensatz zum Pyrenin besser in sauren Farbstofflösungen tingiert als in ammoniakalischen (basischen) und bei Einwirkung von Osmiumsäure verblaßt.

Bei der mitotischen Teilung des Kernes, deren Hauptphasen bereits in der Einleitung zu den Protozoen für unseren Zweck genügend ausführlich geschildert worden sind, verschwindet die chromatische Substanz keineswegs, vielmehr reihen sich die Chromatinkörnchen zur Bildung einer bestimmten Anzahl meist v-förmig gestalteter Chromatinschleifen (Chromosomen, Chromatinsegmente) aneinander, die sich sodann der Länge nach spalten, wobei die eine Tochterhälfte einer Chromatinschleife dem einen, die andere dem anderen Tochterkern zugeteilt wird[1]).

Bezüglich der chromatischen Substanz sollen hier nur andeutungsweise einige wichtige Punkte angeführt werden.

a) Die chromatische Substanz als Vererbungssubstanz. Die spezifische Kernsubstanz — es ist die chromatische — wurde von einer Reihe der bedeutendsten Forscher (HAECKEL, WEISMANN, DE VRIES, O. HERTWIG, BOVERI, STRASBURGER u. a.) als die ausschließliche oder doch als die hauptsächliche Vererbungssubstanz betrachtet. Sie soll die erblichen Eigenschaften von der Mutterzelle auf die Tochterzelle und durch die Fortpflanzungszellen die erblichen elterlichen Charaktere auf die Nachkommen übertragen. Diese Auffassung erhielt in der neuesten Zeit eine mächtige Stütze namentlich durch die Entdeckung jener überraschenden Beziehungen zwischen den sogenannten Geschlechtschromosomen und den Erscheinungen der Geschlechtsbestimmung und geschlechtsbegrenzten Vererbung,

1) Im Gegensatz zu der herrschenden Ansicht, daß die Chromatinkörnchen den wichtigsten Bestandteil des Kernes bilden und daß sie die Chromosomen bilden, verlegt die Achromatinhypothese HAECKERs (1904—1907) den Schwerpunkt auf das aus Linin- oder Achromatinsubstanz bestehende, alveolär strukturierte Grundplasma des Kernes, aus dem die Chromosomen als lokale, stark färbbare (vorwiegend basophile) Verdichtungen entstehen sollen.

deren Erkenntnis wir hauptsächlich amerikanischen und englischen Forschern (WILSON und seine Schule, MORGAN, PUNNETT, BATESON, DONCASTER usw.) verdanken. Diese Forschungen scheinen zwingend zu ergeben, daß erbeinheitliche Anlagen (Gene oder Faktoren der modernen experimentellen Vererbungslehre), welche in den Gameten enthalten sein müssen und welche im sich entwickelnden Organismus das In-die-Erscheinung-treten erblicher Merkmale bedingen, an Chromosomen gebunden oder in Chromosomen enthalten sind. Man stellt sich jetzt vor, daß diese Anlagen chemische Körper: Enzyme, Autokatalysatoren, Antikatalysatoren oder ähnliches sind.

b) Das Zahlengesetz der Chromosomen. Ausgedehnte Untersuchungen haben ergeben, daß sämtliche Zellen eines und desselben Tieres bei ihrer mitotischen Teilung, in der noch ungeteilten Aequatorialplatte, dieselbe konstante Chromosomenzahl aufweisen, daß diese Zahl im allgemeinen auch für alle Individuen einer und derselben Art charakteristisch ist, daß aber die Chromosomenzahl bei den verschiedenen Tierarten außerordentlich verschieden sein kann. Die bevorzugten Zahlen sind diejenigen, welche dem Zweiersystem: 2, 4, 8, 16, 32 oder dem gemischten Zweier- und Dreiersystem: 6, 12, 18, 24 angehören. Die geringste Chromosomenzahl findet sich bei dem Pferdespulwurm Ascaris megalocephala CLOQ., einem nicht zum mindesten eben dieses Umstandes halber bevorzugten, geradezu klassisch gewordenen Untersuchungsobjekt. Die eine Varietät dieser Art (A. m. univalens BOVERI) hat 2, die andere (A. m. bivalens BOVERI) 4 Chromosomen. Der Mensch hat im männlichen Geschlecht 22, im weiblichen wahrscheinlich 24 Chromosomen.

c) Die Theorie der Individualität der Chromosomen (BOVERI). Schon das Zahlengesetz der Chromosomen läßt vermuten, daß, wenn sich jeweilen bei einem Teilungsprozeß einer Metazoenzelle immer wieder die nämliche Zahl von Chromosomen aus dem Chromatingerüst des „ruhenden“ Kernes herausbildet, diese Herausbildung nicht regellos geschieht. Die regelmäßige, sorgfältige Längsspaltung der Chromosomen bei der Teilung läßt ebenfalls erwarten, daß diesen Gebilden eine besonders bedeutungsvolle Selbständigkeit zukomme. Auch gewisse tatsächlich beobachtete Befunde weisen darauf hin, daß die Chromosomen beim Uebergang in den „ruhenden“ Zustand des Kernes sich nicht regellos in das Chromatingerüst auflösen und in ihm zerstreuen, sondern daß vielmehr ein jedes Chromosoma einen besonderen Kernbezirk bildet oder daß seine Bestandteile doch miteinander in einem engeren Zusammenhang verbleiben derart, daß, wenn die Zelle sich wiederum zu einer Teilung anschickt, sich die zusammengehörigen Teile (die aus einem Chromosoma hervorgingen) zur Neubildung des Chromosoma wieder zusammenfinden und zusammenziehen. Es käme also den Chromosomen eine besondere, derjenigen der Zelle untergeordnete Individualität zu: sie assimilieren, wachsen, entwickeln sich und pflanzen sich fort. Für die selbständige Individualität der Chromosomen spricht auch der von BOVERI für Ascaris und Echiniden experimentell erbrachte Nachweis, daß eine abnorme Chromosomenzahl der Eier oder eines Blastomers, mag sie gegenüber der Norm erhöht oder herabgesetzt sein, sich unverändert durch alle Zellenfolgen sicher bis ins Gastrulastadium und wohl auch noch weiterhin erhält (BOVERI 1905). Die Individualitätslehre der

Chromosomen, die sich immer mehr konsolidiert, ist von ihrem Begründer, BOVERI 1887, selbst in folgenden Worten zusammengefaßt worden: „Ich betrachte die sogenannten chromatischen Segmente oder Elemente als Individuen, ich möchte sagen elementarste Organismen, die in der Zelle ihre selbständige Existenz führen. Die Form derselben, wie wir sie in den Mitosen finden, als Fäden oder Stäbchen, ist ihre typische Gestalt, ihre Ruheform, die je nach den Zellenarten, ja, je nach den verschiedenen Generationen derselben Zellenart, wechselt. Im sogenannten ruhenden Kern sind diese Gebilde im Zustand ihrer Tätigkeit. Bei der Kernrekonstruktion werden sie aktiv, sie senden feine Fortsätze, gleichsam Pseudopodien aus, die sich auf Kosten des Elements vergrößern und verästeln, bis das ganze Gebilde in dieses Gerüstwerk aufgelöst ist und sich zugleich so mit den in der nämlichen Weise umgewandelten übrigen verfilzt hat, daß wir in dem dadurch entstandenen Kernreticulum die einzelnen konstituierenden Elemente nicht mehr auseinanderhalten können.“

d) Die Zellkerne als Doppelkerne aus zwei Hälften (Gonomeren HAECKER) zusammengesetzt, von denen die eine vom väterlichen Organismus (vom Kern des Spermatozoons), die andere vom mütterlichen Organismus (vom Kern des befruchtungsfähigen Eies) herrührt (VAN BENEDEN, HÄCKER, RÜCKERT, CONKLIN u. a.). Ist die Theorie von der Individualität der Chromosomen richtig, so ergibt sich aus ihr in Verbindung mit dem Zahlengesetz und aus den Tatsachen der Reifungs- und Befruchtungslehre, daß eine Hälfte der Chromosomen der Zellkerne eines Metazoenindividuums, das aus einer befruchteten Eizelle hervorgegangen ist, vom väterlichen, die andere Hälfte vom mütterlichen „Elter“ herrühren muß. Denn der Kern des befruchteten Eies, von dem die Kerne aller Körperzellen durch fortgesetzte mitotische Teilung abstammen, besteht aus den aneinandergelagerten Kernen des Spermatozoons und des Eies, in denen jeder nur die Hälfte der normalen Chromosomenzahl führte. Gewöhnlich ist die Selbständigkeit, die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernhälften oder Gonomeren nicht durch direkte Beobachtung nachweisbar. In einigen Fällen aber, z. B. bei Copepoden (Fig. 31, S. 77) und bei der prosobranchiaten Schnecke Crepidula ist die Zweiteiligkeit bei der Entwickelung des Organismus aus dem befruchteten Ei kürzere oder längere Zeit in der Form und Struktur des ruhenden Kernes zu erkennen. Sie gibt sich oft, wenn sie sonst nicht mehr beobachtbar ist, in der symmetrischen Gruppierung der Nukleolarsubstanz zu erkennen. Bei Copepoden ist die Autonomie der Gonomeren durch die ganze Entwickelung hindurch bis zu den neuen Urgeschlechtszellen durch HAECKER festgestellt worden.

e) Qualitative Verschiedenheit, d. h. Ungleichwertigkeit der Chromosomen.

Gegenwärtig wird die nach vielen Richtungen hin bedeutungsvolle Frage untersucht und lebhaft diskutiert, ob die einzelnen Chromosomen, resp. Chromosomenpaare eines Kernes untereinander ungleichwertig sind (BOVERI) oder ob sie dieselben Qualitäten besitzen. Die chromatische Substanz als Vererbungssubstanz aufgefaßt, ist die Frage die, ob die Anlagen der für einen Organismus charakteristischen Merkmale (ihre Gene) auf verschiedene Chromosomen, resp. Chromo-

somenpaare verteilt oder ob sie samt und sonders in jedem einzelnen enthalten sind. Nach dieser Richtung hin und auch weil sie eine glänzende Bestätigung der Lehre von der Individualität der Chromosomen sind, haben die Forschungsergebnisse über die Geschlechts- oder Heterochromosomen ein hervorragendes Interesse. Für die erste Phase in der Erkenntnis der in Frage stehenden Vorkommnisse mag die Untersuchung von SUTTON (1900, 1902) über die Chromosomen von Brachystola magna (einer Heuschrecke) als besonders charakteristisch gelten (Fig. 57—61). Bei dieser Tierform besitzen die Kerne (untersucht wurden in erster Linie diejenigen der Spermatogonien und Oogonien) 22 Chromosomen, die ungleich lang und dick sind, doch so, daß Chromosomen von exakt derselben Größe und Form nur je in einem Paar vorzukommen scheinen. In jeder

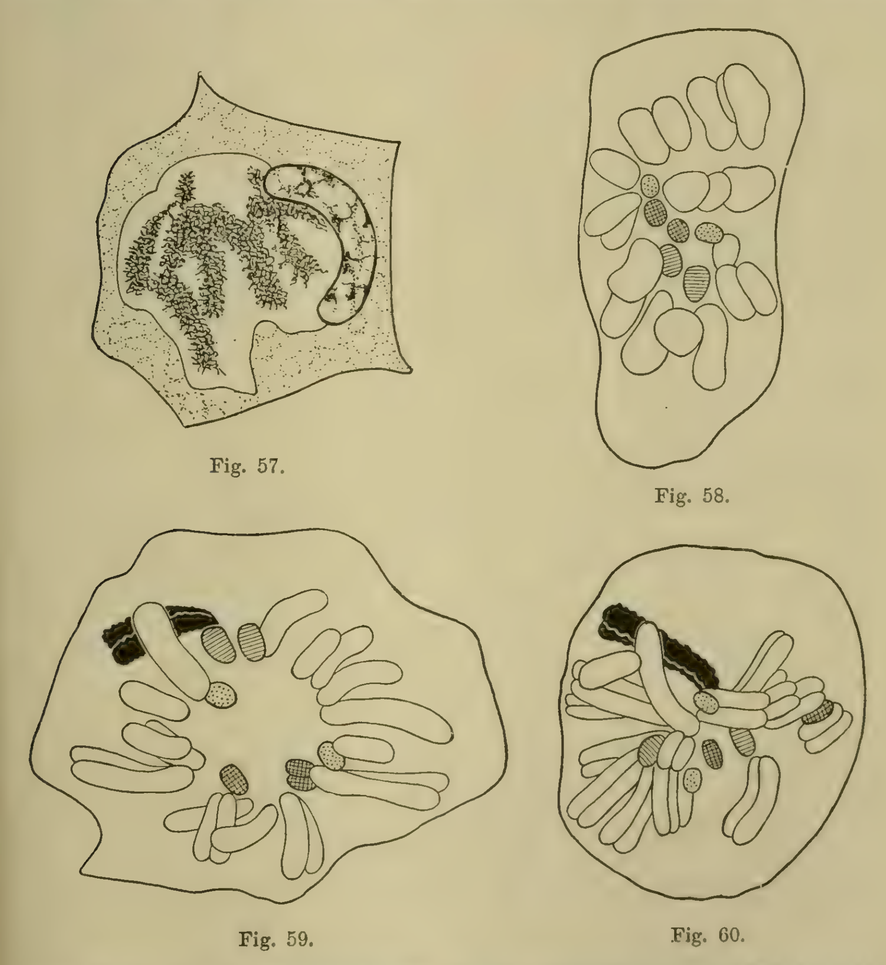


Fig. 57. Fig. 58. Fig. 59. Fig. 60.

Fig. 57—61. Chromatinverhältnisse bei der Spermatogenese von **Brachystola magna**, nach SUTTON, aus BOVERI. Fig. 57. Sekundäre Spermatogonie im Ruhezustand. Das „akzessorische" Chromosoma hat eine besondere Vakuole gebildet. Fig. 58, 59, 60. Teilungsstadien von Spermatogonien, in Fig. 58 das „akzessorische" Chromosoma nicht unterscheidbar.

Generation treten wieder die nämlichen Paare von Chromosomen in unveränderter Zahl auf. Es existieren also offenbar 11 Paar Chromosomenindividuen von verschiedener Größe und Form und sehr wahrscheinlich ist von jedem Paar das eine Chromosoma väterlicher, das andere mütterlicher Herkunft. Neben den 22 paarigen Chromosomen fand nun SUTTON im männlichen Geschlecht noch ein 23. unpaares, sogenanntes akzessorisches Chromosoma, das sich in mancher Beziehung von allen übrigen abweichend verhält. Ein solches akzessorisches Chromosoma wurde sodann vielfach auch bei anderen Tierformen, namentlich Insekten beobachtet und es wurde festgestellt, daß es bei einer der beiden letzten (Reifungs-)Teilungen, die der Bildung der Spermatozoen vorausgehen, ungeteilt in die eine Tochterzelle gelangt, so daß also nur die Hälfte der Spermatozoen und, da die Eier kein akzessorisches Chromosoma enthalten, nur die Hälfte der befruchteten Eier und damit höchst wahrscheinlich auch nur die Hälfte der Individuen der neuen Generation ein akzessorisches Chromosoma erhalten. Unnütz zu sagen, daß dasselbe alsobald zur Bildung der Geschlechter in Beziehung gesetzt wurde (MC CLUNG 1901, SUTTON 1902, 1903).



Fig. 61. Spermatocyte 2. Ordnung in Teilung. Haploide Tochtergruppe von Chromosomen.

Die Untersuchungen, die besonders von MONTGOMERY, in allererster Linie aber von EDMUND B. WILSON und seiner Schule, Miss STEVENS u. a. fortgesetzt wurden und für die vornehmlich gewisse Hemipteren (Wanzen) als Objekte dienten, ließen die Heterochromosomen in einem anderen Lichte erscheinen. Wir begnügen uns mit der Darstellung des einfachsten Falles, den wir durch die Chromosomenverhältnisse der Wanze Anasa tristis nach den Untersuchungen von WILSON illustrieren (Fig. 62). In den somatischen Zellen, und auch in den Oogonien der Weibchen dieser Wanze, existiert eine doppelte Chromosomengarnitur von 11 Paar Chromosomen (Fig. 62 *c*, *d*). Unter den 22 Chromosomen zeichnet sich ein Paar — es ist hier zufällig das größte, in anderen Fällen aber nicht — durch ein besonderes hier nicht näher zu erörterndes Verhalten aus, es ist das Paar der Geschlechtschromosomen oder X-Chromosomen (Heterochromosomen, Idiochromosomen, Gonochromosomen). Im männlichen Geschlecht kommt in den somatischen Zellen und auch in den Spermatogonien (Fig. 62 ***a***, ***b***) nicht ein Paar solcher Geschlechts- oder X-Chromosomen vor, sondern nur ein unpaares X-Chromosoma (*h*). Besitzt also das Weibchen 22 Chromosomen (darunter die beiden X-Chromosomen, so hat das Männchen nur 21 Chromosomen (weil ihm ein X-Chromosoma fehlt). Das unpaare X-Chromosoma des Männchens ist also nicht ein akzessorisches oder überzähliges. Im Gegenteil, es fehlt dem Männchen ein X-Chromosoma, das dem Weibchen zukommt. In einer der Reifungsteilungen bei der Oogenesis trennen sich die beiden

X-Chromosomen der weiblichen Keimzellen. Jede Tochterzelle erhält so ein X-Chromosoma. Alle reifen befruchtungsfähigen Eier erhalten je ein X-Chromosoma, sie haben also alle im ganzen je 11 Chromosomen (die reduzierte, halbe, „haploide" Chromosomenzahl). Die Weibchen sind homogametisch. Bei der Spermatogenesis dagegen hat das unpaare X-Chromosoma in der Reifungsteilung (Reduktionsteilung) (Fig. 62 *f*), die jener Reifungs-

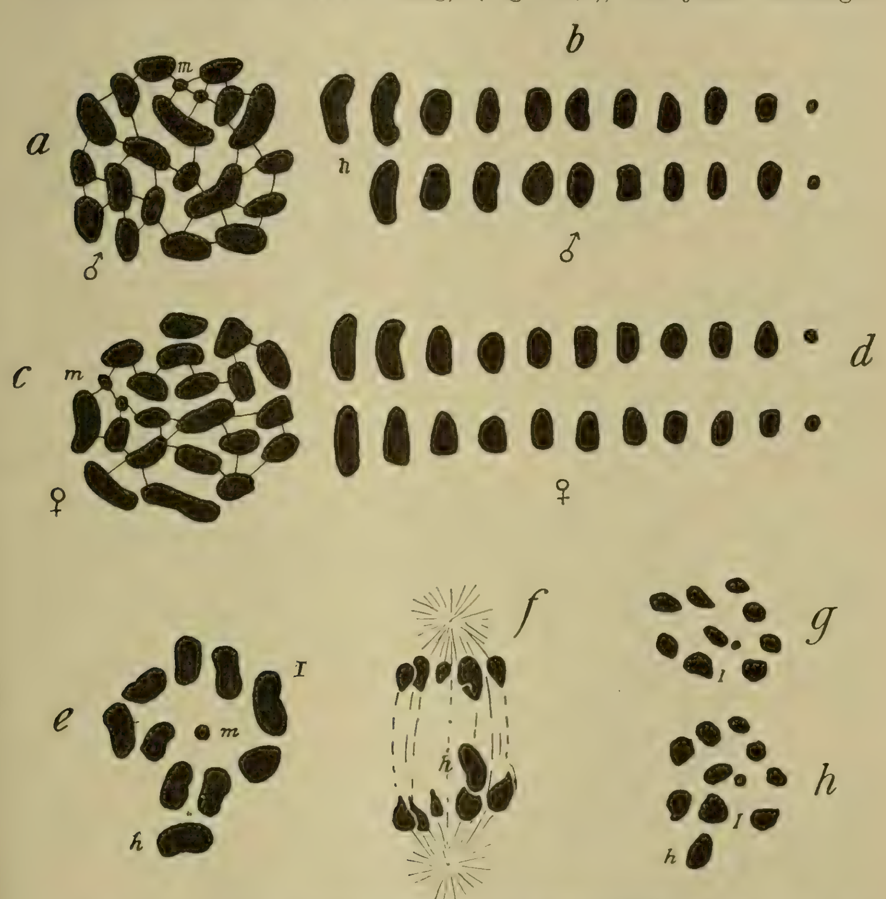


Fig. 62. Doppelte Chromosomengarnitur von **Anasa tristis**, nach WILSON, aus HAECKER. *a* Chromosomengarnitur eines Spermatogoniums. *b* Die Chromosomen dieser Garnitur paarweise in Reihen angeordnet, *h* das „akzessorische" Chromosom. *c* Chromosomengarnitur eines Oogoniums. *d* Die Chromosomen dieser Garnitur paarweise in zwei Reihen einander gegenübergestellt. *e* Metaphase (Endstadium) der ersten Spermatocytenteilung; reduzierte, haploide Chromosomengarnitur, *I* das größte bivalente Chromosoma, *m* das kleinste Chromosoma. *f* Anaphase der zweiten Teilung. *g*, *h* Schwestergruppen aus der zweiten Teilung in Polansicht.

teilung in der Oogenesis entspricht, bei der die beiden X-Chromosomen sich verabschieden, keinen Partner. Es gelangt in die eine Tochterzelle, während die andere leer ausgeht. Mithin erhält nur die eine Hälfte der Spermatozoen ein X-Chromosoma, der anderen fehlt es. Das männliche Geschlecht ist digametisch.

Die eine Hälfte der männlichen Gameten erhält 11 Chromosomen (inkl. das X-Chromosoma), die andere Hälfte aber nur 10 Chromosomen (es fehlt ein X-Chromosoma).

(Bei anderen Tieren, z. B. bei Seeigeln nach Baltzer 1909, zeigt sich das umgekehrte Verhalten; das männliche Geschlecht ist hie homogametisch, das weibliche dagegen digametisch.)

Bei der Befruchtung wird das Geschlecht — daran ist ein Zweifel kaum möglich — in folgender Weise bestimmt. Vereinigt sich mit einem Ei (es hat die Chromosomenzahl 11 inkl. das X-Chromosoma) ein Spermatozoon mit 11 Chromosomen inkl. ein X-Chromosoma, so entsteht eine Zygote mit der vollen weiblichen Chromosomenzahl 22 (inkl. 2 X-Chromosomen). Aus einer solchen Zygote geht ein Weibchen hervor. Vereinigt sich dagegen mit einem Ei ein Spermatozoon mit der Chromosonenzahl 10 (es fehlt das X-Chromosoma), so entsteht eine Zygote mit der männlichen Chromosonenzahl 21 (es fehlt ein X-Chromosoma). Aus einer solchen Zygote entsteht ein Männchen. Es werden also ungefähr gleichviel Männchen und Weibchen gebildet, was ja dem gewöhnlichen, tatsächlichen Verhalten entspricht.

Bei anderen Arten fehlt in den somatischen Zellen und den Spermatogonien des Männchens das zweite X-Chromosoma nicht gänzlich, sondern es ist, allerdings in geringerer Größe, als sogenanntes Y-Chromosoma, vorhanden. Man muß aber annehmen, daß dieses Y-Chromosoma nichts mit der Bestimmung des Geschlechts zu tun hat.

Gewisse Fälle der geschlechtsbegrenzten Vererbung lassen sich nur erklären, werden aber dann restlos erklärt, wenn man annimmt, daß die Anlage der geschlechtsbegrenzten Merkmale (ihr Gen) in einem X-Chromosoma enthalten oder an ein solches X-Chromosoma gebunden ist. In den meisten Fällen ist sie an das unpaare X-Chromosoma des digametischen Männchens gebunden oder in diesem enthalten. Man kann auch durch Vererbungsversuche nachweisen, daß die Anlagen gewisser anderer Merkmale nicht in den Geschlechts- (den X-)Chromosomen enthalten sind usw.

So hat sich durch die Konkordanz der Forschungsresultate auf zwei scheinbar weit auseinanderliegenden Forschungsgebieten, der subtilen cytologischen Beobachtung einerseits und der experimentellen Vererbungslehre anderseits eine verheißungsvolle Perspektive auf eine zukünftige Lösung wichtigster biologischer Probleme eröffnet. Die Vererbungsexperimente zeigen jedenfalls, daß die Chromosomen in gewissen Fällen qualitativ verschieden sind. In anderen Fällen mögen sie ganz oder teilweise übereinstimmende Erblichkeitsfaktoren enthalten.

f) Form des Kerns. Die gewöhnliche Form des Zellkerns ist die kuglige oder ellipsoidische, und zwar die eines kugligen oder ellipsoidischen Bläschens. Doch gibt es Ausnahmen von dieser Regel. Bemerkenswert sind die verästelten Zellkerne, die namentlich in Drüsenzellen von Arthropoden vorkommen (gewisse Drüsenzellen bei der Krebsgattung Phronima (Fig. 63), Drüsenzellen von Speichel- und Spinndrüsen, auch der Malpighischen Gefäße von Insekten). Unregelmäßig konturierte oder gelappte Zellkerne kommen auch bei gewissen Formen von Lymphkörperchen (Lymphocyten, Leukocyten) vor (Fig. 64).

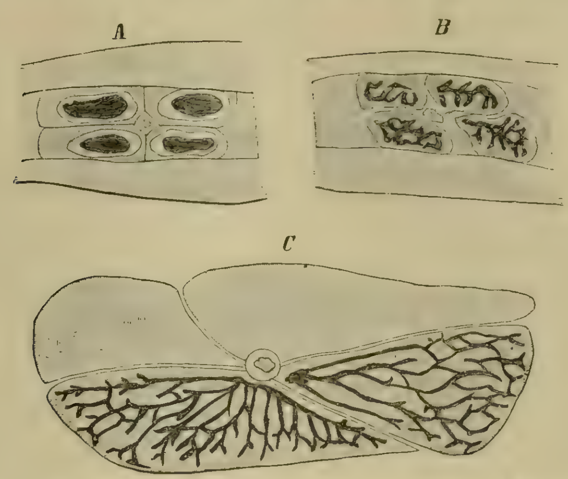


Fig. 63. A Ein Stück vom siebenten Bein einer jungen **Phronima** von 5 mm Länge. Vergr. 90. B Ein Stück des sechsten Beines einer halb erwachsenen **Phronimella**. Vergr. 90. C Eine Zellgruppe der Drüse im sechsten Bein von Phronimella. Nur in zwei Zellen ist der Kern eingezeichnet. Vergr. 90. Nach PAUL MAYER aus KORSCHELT.

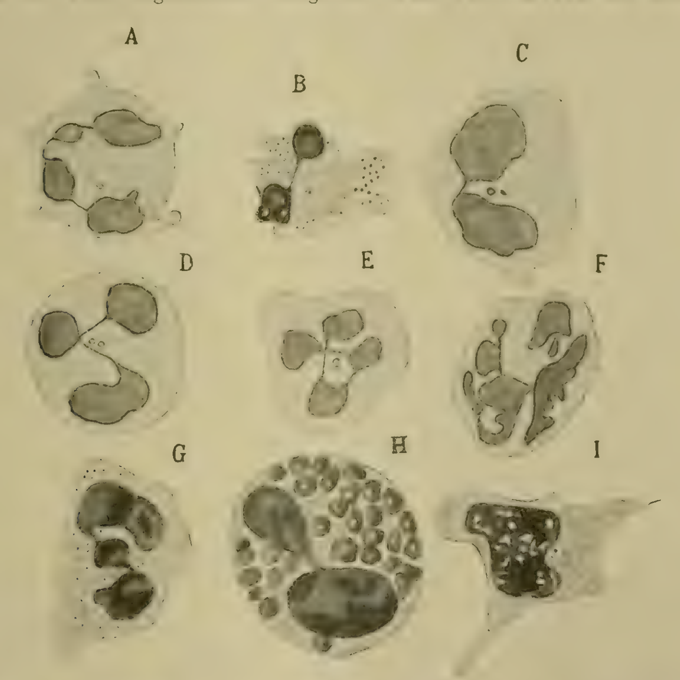


Fig. 64. Leukocyten von Säugetieren und Amphibien mit verschieden gestalteten Kernen. A Spezialgranulierter Leukocyt von Säugern, aus dem strömenden Blut, gelappte Hufeisenform des Kerns. B und C Acidophile Leukocyten in amöboider Bewegung aus normalem, strömendem Blut des Menschen. D S-Form (wie A). E Schleifenform. F Mastleukocyt aus leukämischem Blute des Menschen, Kern stark und unregelmäßig zerklüftet. G Spezialgranulierter Leukocyt aus dem Mundspeichel des Menschen, vierfach gelappte S-Form des Kerns. H Acidophiler Leukocyt aus dem Blute einer alten Kröte. I Lymphzelle aus dem Blute des Menschen in amöboider Bewegung, sogenannter großer mononukleärer Leukocyt. Nach FRANZ WEIDENREICH, 1911.

g) Zahl der Kerne. Als Regel gilt, daß die Metazoenzelle nur einen einzigen Kern besitzt. Doch gibt es auch mehr- bis vielkernige Zellen. Diese sind oft auf frühen Stadien einkernig und kommen dann so zustande, daß beim Wachstum des Zelleibes der Kern sich sukzessive teilt, während der Zelleib ungeteilt bleibt. Die Vielkernigkeit dürfte in manchen Fällen damit zusammenhängen, daß der Kern über eine protoplasmatische Einflußsphäre von bestimmter Größe verfügt. In dem Maße als der Zelleib über diese Größe hinaus wächst, bedarf es einer Vermehrung der Kerne und Verteilung derselben im Zelleib. Der Kern und der unter seinem Einfluß stehende Protoplasmabezirk lassen sich zusammen als eine funktionelle Einheit auffassen und wie in der Botanik (SACHS) als eine Energide bezeichnen. Mehrkernige Zellen wären nach dieser Auffassung aus so vielen untergeordneten funktionellen Einheiten, Energiden, zusammengesetzt, als Kerne in ihnen vorkommen. Die Vermehrung des Kernes mag daneben vielfach auch bloß eine Verstärkung seines Einflusses auf das Cytoplasma bedeuten.

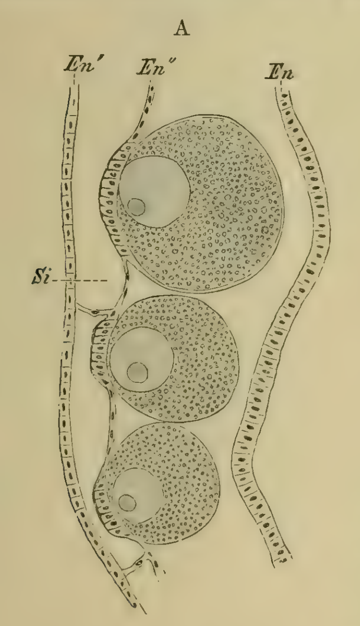
Zu den mehrkernigen Zellen gehören gewisse Formen von Leukocyten (farblosen Blutkörperchen), z. B. die Eiterkörperchen, ferner die Myeloplaxen oder Osteoklasten, die bei den zur Zeit der Entwickelung der Knochen stattfindenden Resorptionsprozessen von Knochensubstanz wahrscheinlich eine Rolle spielen, die Riesenzellen des Knochenmarks, welche wohl auch als stark vergrößerte Leukocyten aufzufassen sind, die bindegewebigen Riesenzellen in der Decidua der Säugetiere usw. Auch viele Formen von Muskelzellen, besonders die typischen quergestreiften Muskelfasern, gehören hierher. In einigen Fällen, z. B. bei gewissen Leukocyten und verwandten Zellformen, handelt es sich wohl in Wirklichkeit nicht um multiple Kerne, sondern um gelappte Kerne (Fig. 64), bei denen der Kern aus zwei oder mehreren Teilstücken besteht, die aber miteinander durch kürzere oder längere Fäden verbunden bleiben.

Den mehrkernigen Zellen gegenüber, die durch Vermehrung der Kerne im wachsenden, ungeteilten Cytoplasma einer Zelle entstehen, kann man als Syncytien (HAECKEL) Protoplasmahäute oder Protoplasmamassen mit eingestreuten Kernen gegenüberstellen, die durch Verschmelzen, Zusammenfließen anfänglich getrennter Zellen entstehen. Eine scharfe Unterscheidung ist insofern nicht möglich, als zweifellos auch in den Syncytien eine weitere Kernvermehrung bei stets ungeteilt bleibendem protoplasmatischen Substrat eintreten kann.

h) Amitotische oder direkte Kernteilung. Oben wurde gesagt, daß die mitotische Teilung der Kerne der Metazoenzellen durchaus die Regel ist. Allein es kommt auch als Ausnahme direkte Kernteilung vor. Im allgemeinen dürfte der Satz wohl begründet sein (er gilt indes nicht ausnahmslos), daß die direkte Zellteilung nur bei Elementen vorkommt, die nach wenigen Generationen absterben werden. Man könnte sie also als eine mit Bezug auf Zellgenerationen senile Erscheinung bezeichnen. Beispiele: Die Blutzellen pflegen sich in frühen Generationen durch mitotische Teilung zu vermehren, während ihre letzten Teilungen wohl immer amitotisch verlaufen. Oogonien und Spermatogonien teilen sich stets mitotisch, während bei Follikelzellen und Nährzellen direkte Kern-

teilung vielfach beobachtet wird. Die Kerne der mehrkernigen Zellen entstehen wohl immer durch direkte Kernteilung.

i) Die funktionelle Bedeutung des Zellkerns. Nach zahlreichen Untersuchungen, die auf zoologischem Gebiete von KORSCHELT (1889) inauguriert worden sind, läßt sich nicht daran zweifeln, daß der Kern einen wichtigen Einfluß auf die formative und vegetative, besonders die resorbierende und sezernierende Tätigkeit des Protoplasmas ausübt. In seiner unmittelbaren Umgebung ist die Tätigkeit des Protoplasmas am größten. In gewissen Fällen wird eine Lageveränderung des Kernes in der Zelle beobachtet, zum Zwecke, das Protoplasma an einer bestimmten Stelle zur Bildung oder Aufnahme bestimmter Substanzen anzuregen. Oder es erhöht der Kern seinen Reiz, der mit Fermentwirkung verglichen werden kann, dadurch, daß er sich vergrößert, sich verästelt, daß er sich teilt, wobei die Teilstücke sich im Protoplasma verbreiten, oder dadurch, daß er durch Ausstrecken amöboider oder pseudopodienartiger Fortsätze nach be-



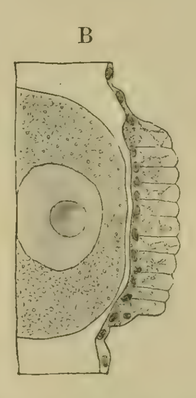


Fig. 65. A Teil des Genitalbandes. B Ei mit „Zellenkrone" von **Pelagia** (nach CLAUS und O. und R. HERTWIG aus KORSCHELT und HEIDER). *En* Darmepithel, *En′* parietales, *En″* viscerales Epithel des Genitalsinus (*Si*), *En* und *En″* bilden die Gonadenwand.

stimmten Richtungen lebhaft tätige Bildungsherde schafft. Auch der Austritt geformter Chromatinbestandteile aus dem Kern in das Protoplasma ist beobachtet worden und der gelegentliche oder regelmäßige Austritt gelöster Paranukleinsubstanz aus dem Kern ist sehr wahrscheinlich.

Beispiele. α) Ernährung der Eier von Pelagia (Meduse) (Fig. 65). Die reifenden Eier liegen einer Epithellamelle der Genitalfalte dicht an. An dieser Stelle ist das Epithel auffällig polsterartig erhöht und verdickt, eine Einrichtung, die zweifellos zur Ernährung der Eier in Beziehung steht. Der Kern (Keimbläschen) des Eies liegt in diesem ganz exzentrisch, dicht unter der an das Epithelpolster grenzenden Oberfläche, also an die Nahrungsquelle gerückt.

β) Eiröhren von Insekten (Fig. 66—68). In den Ovarialröhren zahlreicher Insekten alternieren Eifächer (die ein heranwachsendes, entwickelungsfähiges Ei enthalten) mit Nährfächern (welche Nährzellen [Dotterzellen] in der Ein- oder Mehrzahl enthalten). Anfänglich sind die Nährzellen, in denen die großen Kerne, welche oft eine exquisit ver-

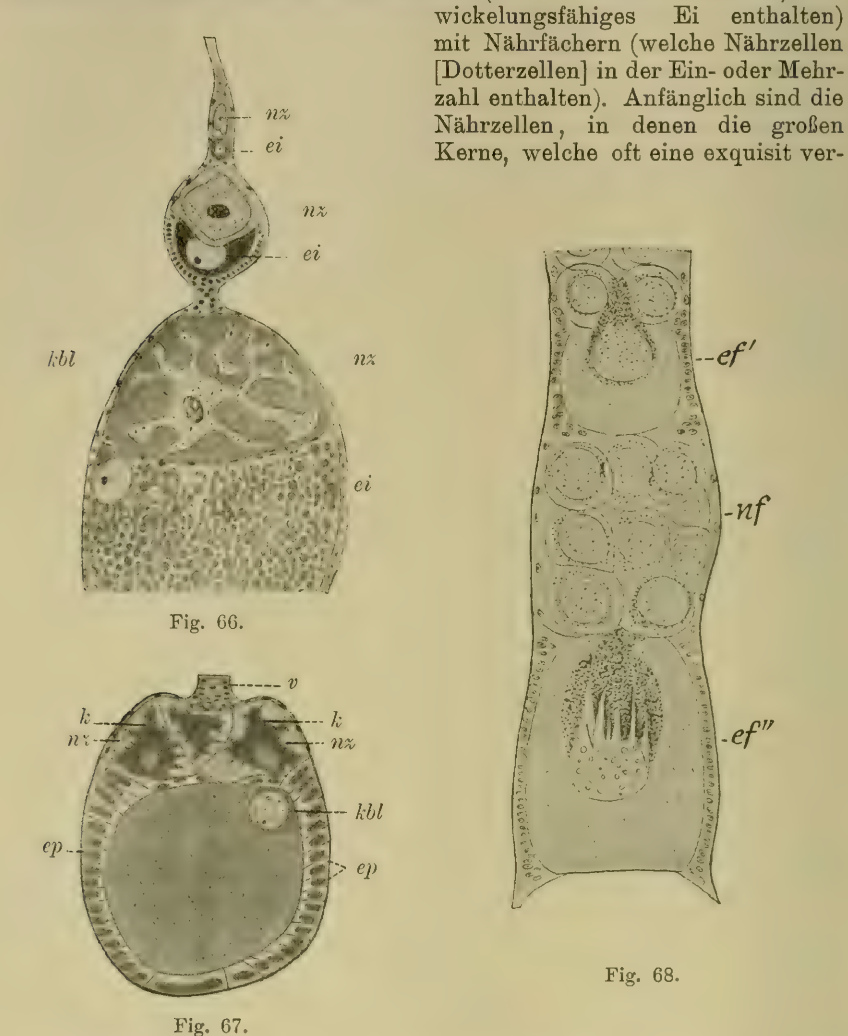


Fig. 66.

Fig. 67.

Fig. 68.

Fig. 66. Eiröhre von **Forficula auricularia** im Längsdurchschnitt. *ei* Oocyte (umgeben vom Follikelepithel), *kbl* Kern (Keimbläschen), *nz* Nährzelle (nach KORSCHELT und HEIDER).

Fig. 67. Ei- und Nährfach der Eiröhre von **Vanessa urticae**. *ep* Ovarial-(Follikel-)Epithel, *k* Kerne der Nährzellen (*nz*), *kbl* Kern (Keimbläschen) der Eizelle, *v* Verbindungsstrang zwischen zwei Fächern (nach KORSCHELT und HEIDER).

Fig. 68. Eiröhre von **Dytiscus**. *ef′*, *ef″* Eifächer, *nf* Nährfach (nach KORSCHELT, aus HAECKER).

ästelte Gestalt annehmen, eine sezernierende Tätigkeit des Protoplasmas erkennen lassen, größer als die Eizellen. Letztere, die Eizellen, werden aber bald größer als die ersteren, indem sie auf Kosten der Nährsubstanzen der Dotterzellen wachsen. Dabei schmiegt sich der exzentrisch

gelagerte Kern oft recht innig dem Nährfache an. Oft wandern die in den Nährzellen erzeugten ernährenden Sekrete direkt in das Protoplasma der Eizelle hinüber, dessen Keimbläschen dieser Nahrungsquelle amöboide Fortsätze entgegenschickt.

γ) Während der Dotterbildung im Ei von Pholcus phalangioides (Spinne) zeigt nach VAN BAMBEKE (1897) das Keimbläschen amöboide Beweglichkeit. Dabei läßt sich beobachten, daß die



Fig. 69. Kern (Keimbläschen) mit umgebendem Cytoplasma während der Bildung des Dotters, von **Pholcus phalangioides** (nach CH. VAN BAMBEKE aus KORSCHELT und HEIDER).

Pseudopodien besonders lang und besonders zahlreich nach einem Cytoplasmabezirk ausgestreckt werden, wo besonders zahlreiche Fettkörnchen vorkommen (Fig. 69).

δ) Die Eistrahlen von Ranatra linearis L. (Wasserwanze) (Fig. 70). Das Ei von Ranatra linearis ist durch zwei lange, als Eistrahlen bezeichnete Fortsätze seiner chitinigen Schale, des sogenannten Chorion, ausgezeichnet (Fig. 70 A). In der Achse des Strahles und an dessen Spitze ist das Chitin porös, schwammig, und diese poröse Achsensubstanz setzt sich in eine innere, ebenfalls poröse Lage des Chorions fort. Vermöge dieser Beschaffenheit dienen die Strahlen als Luftkanäle, welche dem in Pflanzenstengel eingesenkten Ei Luft zuführen. Das Chorion wird als eine Cuticularbildung vom Follikelepithel der Ovarialröhre abgeschieden. Die Bildung seiner beiden „Strahlen" aber erfolgt in folgender Weise. Seitlich am oberen Pole des Follikels einer Eikammer kommt durch starke Vermehrung und intensives Wachstum der Epithelzellen ein Zellenhöcker zustande, welcher als konisch geformter Aufsatz hervorwächst (Fig. 70 B *1*). Am Grunde dieses Aufsatzes vergrößern sich zwei Paar Zellen und bilden, indem die beiden Zellen eines Paares miteinander verschmelzen, zwei Doppelzellen, in denen aber die Kerne getrennt bleiben (Fig. 70 C *5* D). Diese beiden Zellen wachsen sodann enorm und erreichen eine Länge von 1,3 mm. Die Kerne bilden an ihrer nach innen gekehrten Seite längere oder kürzere Fortsätze (Pseudopodien). In dem Raum zwischen diesen Fortsätzen der beiden Kerne der Doppelzelle findet die Bildung der spongiösen Chitinachse des Strahles statt. Diese beginnt

dicht am Chorion, mit dem die Chitinmasse des Strahles gleich bei der ersten Anlage verschmilzt. Im weiteren Verlauf der Strahlenbildung wird die immer mehr auswachsende Doppelzelle teils von dem von ihr selbst abgesonderten, sich verlängernden Chitinzapfen, teils durch die

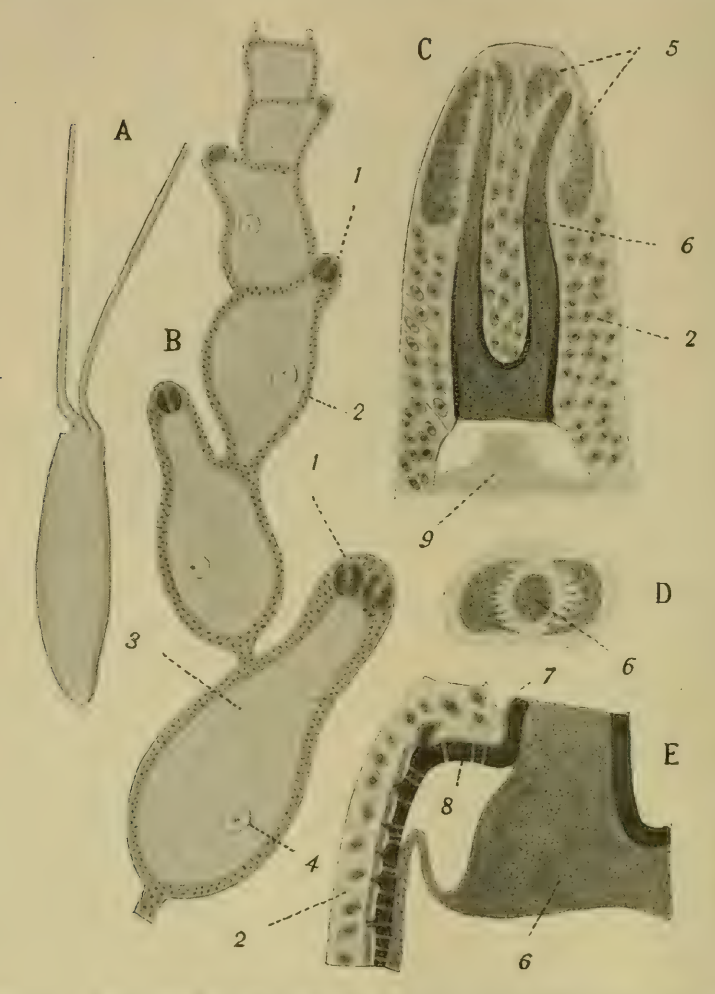


Fig. 70. A Ei von **Ranatra linearis** mit den beiden Eistrahlen. B Teil eines Längsschnittes einer Eiröhre von **Ranatra**. Die Doppelzellen an den größeren Eikammern gut sichtbar. Ihre Kerne mit den pseudopodienartigen Fortsätzen sind dunkel gehalten. *1* konischer Aufsatz der Eikammern, in welchem die Doppelkerne liegen, *2* Follikelepithel, *3* Eizellen, *4* Kerne derselben (Keimbläschen). C Längsschnitt eines Aufsatzes, in dem die bereits zum Teil ausgebildeten beiden Eistrahlen (*6*) liegen. Mit ihrem oberen Ende befinden sich die Strahlen innerhalb der Doppelzellen und zwischen je zwei großen Kernen (*5*). *9* Eidotter. D Querschnitt einer Doppelzelle mit dem Chitinstrahl (*6*) zwischen den beiden Riesenkernen. E Teil eines Längsschnittes vom oberen Pol des Follikels. Nach innen von der epithelialen Wandung (*2*) des letzteren erkennt man die verschiedenen Schichten der Eischale: die äußere zuletzt entstandene Leistenschicht (*7*), darauf die dicke von Porenkanälen durchsetzte, im übrigen aber homogene Schicht (*8*) (schwarz dargestellt) und schließlich die innere, schwammig poröse Schicht (*6*) (dunkel und punktiert) des Chorions. Nach EUGEN KORSCHELT, 1887, zum Teil (unwesentlich) verändert.

vorwachsende Zellenscheide des Follikelepithels, welche ihrerseits die äußere homogene Chitinschicht des Strahles bildet, in die Höhe gehoben und so kommt es, daß die eine Doppelzelle die gesamte innere Partie des einen Strahles zu bilden vermag, auch wenn sie dessen Länge nicht erreicht. Die Beziehungen des Kernes zu der Funktion des Protoplasmas, Chitin von bestimmter Struktur und Form zu erzeugen, oder sich in dasselbe umzubilden, sind hier besonders augenfällig. Die Kernfortsätze erhalten sich so lange, als neues Chitin zwischen ihnen zur Verlängerung der Strahlen gebildet wird.

Mit den skizzierten Anschauungen über die funktionelle Bedeutung des Zellkernes verträgt sich auch ganz gut die uns schon

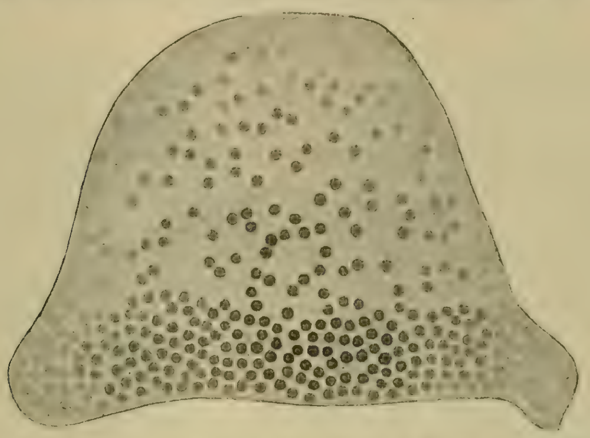


Fig. 71. Stück von der Oberfläche eines jungen Pluteus von **Echinus microtuberculatus**, aus einem kernhaltigen Eifragment gezüchtet. Nach Boveri.



Fig. 72. Desgleichen von den gleichen Eltern, aus einem **kernlosen** Eifragment. Nach Boveri.

bekannte wohlbegründete Ansicht, zu der man auf ganz anderem Wege gelangte, daß der wichtigste Inhaltsbestandteil des Kernes, das Chromatin, Träger der erblichen Eigenschaften ist

oder die Vererbungssubstanzen enthält. Auf diese oder jene Weise, nach der Hypothese von de Vries (1899) durch Ausscheidung und Austritt stofflicher Teilchen muß das Chromatin dem umgebenden Protoplasma einen bestimmten Charakter aufprägen, einen bestimmten formativen Einfluß auf dasselbe ausüben.

k) Bedeutungsvoll sind auch die Resultate neuerer Untersuchungen über die „Beziehungen zwischen Chromosomenzahl, Kerngröße und Zellgröße. Ich erwähne zunächst diejenigen von Boveri (1905), die an Larven von Seeigeln angestellt worden sind, welche sich aus Eiern oder Blastomeren mit abnormer Chromosomenzahl entwickelten. Die Chromosomen bewahren dabei ihr typisches Volumen, die Kerne mit verminderter Chromosomenzahl sind aber entsprechend kleiner, die mit erhöhter entsprechend größer (Fig. 71—74), und zwar

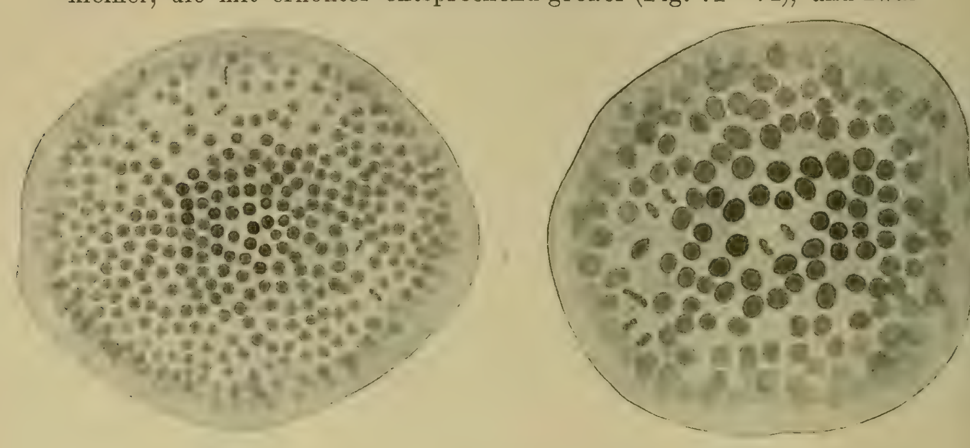


Fig. 73. Fig. 74.

Fig. 73. Normale Gastrula von **Strongylocentrotus lividus**, vom animalen (aboralen) Pol gesehen. Nach Boveri.

Fig. 74. Gleichalterige Gastrula von den gleichen Eltern, nach experimentell erzeugter Verdoppelung der im befruchteten Ei vorhandenen Chromosomenzahl. Nach Boveri.

ist die Kernoberfläche der Chromosomenzahl direkt proportional. Auch die Größe der Larvenzellen ist eine Funktion der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge, und zwar ist das Zellvolumen der Chromosomenzahl direkt proportional. Die Zahl der Larvenzellen ist der in ihnen enthaltenen Chromatinmenge (Chromosomenzahl) umgekehrt proportional.

Ueber die Rolle des Zellkerns, die Beziehungen zwischen Größe des Kerns und Größe der Zelle etc. im Pflanzenreich, vgl. die Arbeiten von Haberlandt (1887), Strasburger (1893), Gerassimow (1902, 1904). Auf die Beziehungen zwischen Menge des Protoplasmas und Größe des Kerns bei tierischen Gewebszellen hatte früher schon besonders O. Hertwig (1893) hingewiesen.

Mit diesen neuen Ermittelungen stimmt die alte Erfahrung überein, daß im allgemeinen kleine Zellen kleine Kerne, große Zellen große Kerne besitzen. Die Oocyten (unreifen Eier) und gewisse Ganglienzellen gehören zu den größten Zellen des Metazoenkörpers. Sie haben auch entsprechend große Kerne. Das Massen-

verhältnis zwischen Kern und Protoplasma, den Quotienten $\frac{k}{p}$ nennt R. HERTWIG (1902) die Kern-Plasmarelation. Diese Kern-Plasmarelation scheint für jede Tierart eine bestimmte, normierte, spezifische zu sein. R. HERTWIG und seine Schüler messen ihr eine sehr große Bedeutung bei. Eine Aenderung der Größe des $\frac{k}{p}$-Faktors, das Eintreten eines Mißverhältnisses zwischen der Masse der Kernsubstanz und der Menge des Protoplasmas bedingen Veränderungen in allen vom Kerne abhängigen Lebensvorgängen der Zellen, sie beeinflussen Assimilation und organisierende Tätigkeit, ebenso gut wie Wachstum und Teilung der Zelle. Werden z. B. Protozoen reichlich gefüttert, so nimmt die Kernsubstanz, verglichen mit der Cytoplasmasubstanz, an Menge stärker zu, der Quotient $\frac{k}{p}$ vergrößert sich. Die Folge davon ist, daß sich die Teilung verlangsamt und daß schließlich bei übermäßiger Vermehrung der Kernsubstanz tiefgreifende Störungen des Lebensprozesses (Depressionsperioden) eintreten, welche den Tod zur Folge haben können.



Fig. 75.

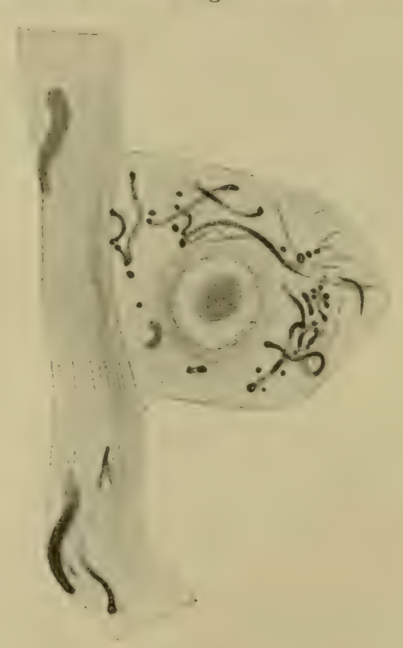


Fig. 76.

Fig. 75. Chromidialmasse (*Chr*) in der Oocyte von **Paludina vivipara**. Nach POPOFF, 1907.

Fig. 76. Umgebung des Kerns einer Flächenzelle des Oesophagus von **Ascaris lumbricoides**. Der Kern liegt in einer dicht von verschlungenen Chromidialfäden erfüllten Plasmazone. Links ein Muskelfibrillenbündel mit dicken Chromidialsträngen. Nach RICHARD GOLDSCHMIDT, 1904.

„Derartige Tiere resp. Zellen können dann zu normaler Lebenstätigkeit zurückkehren, wenn die Kernmasse verkleinert wird.“ R. HERTWIG macht Veränderungen in der Kernplasmarelation auch für die Bestimmung des Geschlechtes verantwortlich.

l) Chromidien. Chromidialapparat. R. HERTWIG fand bei Protozoen im Cytoplasma, also außerhalb des Kernes, körnige oder fädige Einschlüsse, die bisweilen netzförmig verbunden sind und sich

Farbstofflösungen gegenüber genau so verhalten, wie gewöhnliches Kernchromatin. Diese Einschlüsse nannte er Chromidien. Er konnte sowohl ihre Entstehung aus dem Kern als auch ihre Umbildung zu Kernen beobachten. Für die Metazoen hat vornehmlich Goldschmidt das Vorkommen solcher extranukleärer Chromidialapparate nachgewiesen. Fig. 75 *Chr* zeigt eine solche aus Chromatinkörnchen und -stäbchen bestehende Chromidialmasse in einer Oocyte der Schnecke, Paludina vivipara, während Fig. 76 eine Muskelzelle aus dem Schlunde des Menschenspulwurmes, Ascaris lumbricoides, darstellt, in deren Cytoplasma in der Nachbarschaft des Kerns extranukleäres Chromatin in Form von meist stark gewundenen „Chromidialsträngen" reichlich entwickelt ist. Im Vergleich zur relativ gewaltigen Größe der Zelle, die in der Fig. 76 nur teilweise dargestellt ist, ist der Kern klein. Die geringe Menge nukleärer Chromatinsubstanz scheint durch die reichliche Bildung extranukleärer Chromidialsubstanz kompensiert zu sein. Die Fig. 77 zeigt uns in sehr instruktiver Weise die Chromidien (Trophospongien, Holmgren) in den Lebergangzellen der Weinbergschnecke, Helix pomatia. In den Zellen *a*, *b* und *d* sieht man die zu unregelmäßigen, knorrigen Strängen verschmolzene, zu Kügelchen verquollene Chromatinsubstanz des Kerns im Begriffe, als Chromidium aus dem bläschenförmigen Kern auszutreten. In der Zelle *f* ist ein extranukleäres Chromidium fertig gebildet.

Fig. 77. Lebergangzellen von **Helix pomatia**. Schnitt quer durch den Lebergang, senkrecht zu dessen Längsachse. Cilien mit Basalkörnern und Wurzelfasern. Nach Hubert Erhard, 1910.

3) Das Zentralkörperchen oder Centrosoma (Fig. 14, S. 66; Fig. 16 A, S. 68). Dieser Zellbestandteil ist seit ca. 30 Jahren bekannt. Trotzdem ihm eine stets wachsende Aufmerksamkeit zugewendet wurde, ist man zurzeit noch weit von einer allgemein anerkannten morphologisch-physiologischen Definition des Gebildes entfernt, und es ist nichts weniger als sicher, ob alle als Zentralkörperchen (Centrosomen) beschriebenen Gebilde ein und dasselbe Organell darstellen. Unter dem Vorbehalt, daß das meiste noch unsicher ist, wollen wir eine Charakteristik in folgender Weise versuchen. Das Centrosoma ist ein homogenes oder überaus feinschaumig strukturiertes, winzig kleines, kugeliges Gebilde, welches sich mit den Chromatin- und Paranukleinfärbungsmitteln gar nicht oder wenig färbt und ein mit gewissen Färbungsmitteln intensiv färbbares kleinstes Körnchen, das Centriolum, enthält. Es ist von einem Hof einer besonderen, Archoplasma genannten Cytoplasmasubstanz umgeben, die bei der Teilung der Zelle die Strahlungszone bildet. Bisweilen ist es von dem Archoplasma nicht scharf abgesetzt, und dann bezeichnet man den das Centriol umgebenden, dem Centrosoma gleichwertigen Hof von homogenem Protoplasma als Centroplasma (Boveri). Es liegt im ruhenden Zustand des Kernes diesem gewöhnlich dicht an oder findet sich sogar in einer kleinen Einbuchtung desselben, seltener in seinem Inneren. Bei der Teilung der Zelle teilt sich zuerst das Centriolum, sodann auch das Centrosoma selbst. Diese Teilung erfolgt sehr frühzeitig, schon während der Ruheperiode des Kerns, gewissermaßen einen Bereitschaftszustand für die Teilung herstellend (Diplosoma).

Als Centrosomen wurden vielfach auch die Basalkörper der Cilien und Flagellen (Fig. 77, 78, 79) gedeutet, kleine Körnchen

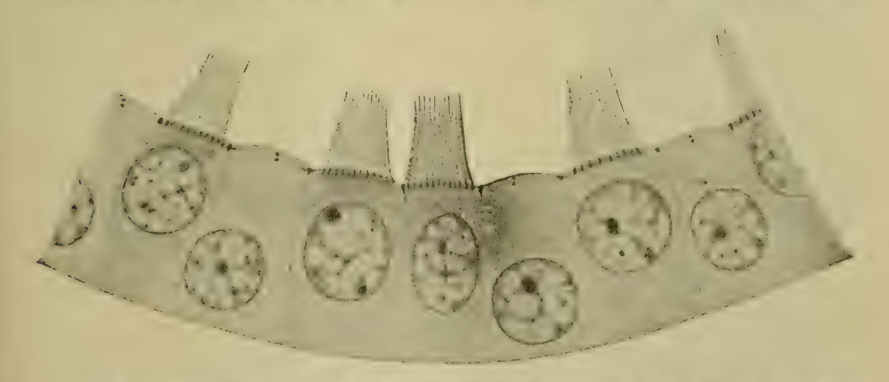


Fig. 78. Flimmerzellen und flimmerlose Zellen, letztere mit oberflächlich gelegenen Zentren (Diplosomen) vom Nebenhoden des Kaninchens. Nach von Lenhossék aus Heidenhain.

(Granula), die in der Einzahl oder Zweizahl an der in die oberflächliche Plasmaschicht von Epithelzellen eingepflanzten Basis eines jeden Wimperhaares und eines jeden Geißelhaares weit verbreitet vorkommen. Wenn sich zwei solche Basalkörner an der Cilien- oder Flagellenbasis finden, so liegen beide übereinander (ihre ideelle Verbindungslinie steht senkrecht auf dem cilientragenden Zellplateau). Jede Zelle hat also so viele Basalkörper oder Paare solcher, als sie bewegliche Fort-

sätze, Cilien oder Flagellen, besitzt. Von jedem Basalkorn zieht ein Faden, eine Plasmafibrille, gleichsam eine intracelluläre Fortsetzung der Cilien und Flagellen in den Zelleib hinein, am Zellkern vorbei bis zur Zellbasis verlaufend und sich sukzessive mit den benachbarten Fibrillen zu einem Faser- oder Fibrillenkonus vereinigend, den man als Engelmannschen Kegel bezeichnet hat. Diese Fäden werden rein mechanisch als Haftwurzeln, zum Teil auch als Ernährungs- und Reizbahnen gedeutet. Die Auffassung der Basalkörper als Centrosomen schien durch die Tatsache gestützt, daß bei den beweglichen Spermatozoen das sogenannte Zwischenstück zwischen Kopf (Kern) und Schwanzfaden (Flagellum) ein wirkliches Centrosoma darstellt oder ein solches enthält (Figg. 16, 17, 18, S. 68 u. 69). Auch an der Basis von Pseudopodien wurden den Basalkörnern der Cilien entsprechende Körperchen beobachtet. Gegen die Auffassung der Basalkörner als mit Centrosomen vergleichbarer Gebilde sprechen neue Beobachtungen (Wallengren, Gutheil u. a.), nach welchen in Wimperzellen neben den Basalkörpern ein echtes Centrosoma (mit Doppelcentriol = Diplosoma) vorkommt, das der Teilung der Zelle vorsteht.



Fig. 79. Drei Flimmerzellen aus den Lebergängen von **Helix hortensis**. Nach M. Heidenhain.

Die funktionelle Bedeutung der Zentralkörperchen. Das Verhalten des Centrosoma bei den Vorgängen der mitotischen Zellteilung weist deutlich darauf hin, daß es die diese Vorgänge begleitenden Bewegungserscheinungen der verschiedenen Zellbestandteile dirigiert. Das Vorkommen und die Lage von Centrosomen oder centrosomenähnlichen Basalkörnern an der Basis der Cilien, Flagellen, Pseudopodien und Schwanzfäden der Spermatozoen, die Lage des Centrosoma in Drüsenzellen zwischen dem Kern und dem angehäuften, durch Kontraktion des umgebenden Cytoplasmas zu entleerenden Drüsensekret, haben dazu geführt, diese Auffassung zu erweitern und das Centrosoma für ein motorisches Zentrum zu halten, welches die Bewegungen des Cytoplasmas im allgemeinen und diejenigen der speziellen motorischen Organellen im besonderen beherrscht und leitet, für ein kinetisches, energetisches oder

dynamisches Zentrum. Es wäre verfrüht, diese Auffassung in ihrem ganzen Umfang für eine sicher begründete zu halten. Für die Basalkörner der Cilien, deren Vergleichbarkeit mit Centrosomen, wie oben bemerkt, allerdings mehr als zweifelhaft ist, wird sie direkt bestritten. HEIDENHAIN beispielsweise hält die Bedeutung dieser Basalkörner als kontraktiles Agens oder als kinetisches Zentrum für ausgeschlossen und betrachtet sie eher 1) als Stütz- und Befestigungsapparat der Cilien und 2) als Reservenahrung für den intensiven Stoffwechsel dieser lebhaft tätigen Organellen.

Sehr stark abweichende Ansichten über den Aufbau und den Chemismus der verschiedenen Zellbestandteile, namentlich über das Centrosoma, die Kernmembran (die als selbständiges Gebilde gar nicht existieren soll), die chromatische Substanz, den Nucleolus usw., hat in letzter Zeit (1910, 1911) STAUFFACHER zu begründen versucht. Die Stellungnahme der cytologischen Forschung zu diesen neuen Auffassungen, die in einigen Punkten an HAECKERS Achromatinhypothese anklingen, bleibt vorerst noch abzuwarten.

B. Protozoen und Metazoen.

Den Protozoen oder Urtieren stellt man mit HAECKEL heute allgemein das gewaltige Heer aller übrigen Tiere als Metazoen gegenüber.

Während die Protozoen selbständig lebende tierische Zellen, anders ausgedrückt, einzellige Tiere, oder zusammenhängende Gesellschaften, sogenannte Kolonien lauter gleichartiger einzelliger Tiere sind, stellen die Metazoen kompliziertere Verbände mehr oder weniger unselbständiger einzelliger Tiere (tierischer Zellen) dar.

Bei den Protozoenkolonien oder, was dasselbe sagen will, bei den mehrzelligen Protozoen ist der Zusammenhang der einzelnen Zellindividuen physiologisch (in Ansehung der Lebensverrichtungen) und morphologisch (mit Rücksicht auf die körperlichen Beziehungen) ein lockerer. Die Zellindividuen sind etwa durch Fortsätze ihres Zellkörpers miteinander verbunden, oder durch eine gemeinsam abgeschiedene, oft gallertige Masse zusammengehalten. Im übrigen übt jedes Zellindividuum auf eigene Rechnung alle Funktionen des Lebens aus, es sichert sich Nahrung, verdaut sie, assimiliert die verdaute Nahrung, reagiert auf erhaltene äußere Reize, wächst und pflanzt sich fort. Es gibt höchstens bei Ueberfluß verdaute oder unverdaute Nahrung an die Nachbarzellen ab. Ein jedes solches Individuum könnte sich oder kann sich aus dem Verbande loslösen oder kann durch experimentellen Eingriff künstlich abgelöst werden, ohne daß dadurch die Existenzfähigkeit des losgelösten Zellindividuums einerseits, des Zellverbandes von dem die Loslösung erfolgte, andererseits, im wesentlichen beeinträchtigt würde.

Anders liegen die Dinge bei den Zellverbänden, die uns als Metazoenleiber entgegentreten. Hier herrscht das Prinzip der Arbeitsteilung. Die zahlreichen Zellindividuen teilen sich in die für das Leben notwendigen Funktionen derart, daß eine Sorte von Zellen diese, eine andere jene Verrichtungen im gemeinsamen

Lebenshaushalt übernimmt, wobei jede Zelle ihre Organisation in der ihrer besonderen Aufgabe adäquaten Weise entfaltet. Wir haben es mit Verbänden zu tun, in denen ungleichartige Zellen vorkommen, in denen unter den Zellindividuen Polymorphismus herrscht. Die Arbeitsteilung in Verbindung mit dem Polymorphismus ermöglicht einerseits eine erhöhte Leistungsfähigkeit eines jeden Individuums für den besonderen Zweck, dem es dient, für den es „Spezialist" ist, andererseits aber zieht sie notwendig eine mehr oder weniger weitgehende Unselbständigkeit der polymorphen, spezialisierten Individuen voneinander und von der Gesamtheit nach sich und die Gesamtheit ihrerseits wird in ihrer Lebensfähigkeit von der Existenz und der Leistungsfähigkeit der zusammenwirkenden Spezialisten abhängig. Es ist einleuchtend, daß bei physiologischer Arbeitsteilung und Spezialisierung und morphologischer Vielfältigkeit der Zellindividuen eines Verbandes dieser nur bei geordnetem Zusammenwirken sich erhalten konnte und kann. Durch alle diese Faktoren, Arbeitsteilung, Spezialisierung, Polymorphismus und harmonisches Zusammenwirken der Elemente auf Grundlage einer zweckmäßigen, im Gleichgewicht befindlichen Organisation erhebt sich die Zellkolonie auf die höhere Stufe eines Zellenstaates, der einzellige Protozoenorganismus ordnet sich einem höheren Verband, dem Metazoenorganismus unter, es entsteht eine neue höhere Stufe der Individualität, das Metazoenindividuum. In der Tat können wir die wohlgeordneten Staatsverbände, die uns in der Form von Metazoenindividuen, von einzelnen Würmern, Krebsen, Schnecken, Fischen etc. entgegentreten, keiner Kategorie spezialisierter Zellen (Individuen niederer Ordnung) berauben, ohne sowohl diese isolierten, unselbständigen, abhängigen Zellen dem Untergange preiszugeben, als auch den Verband, dem sie entnommen wurden, zu gefährden oder gar zu zerstören.

Der Grad der Arbeitsteilung, der Spezialisierung und der zweckmäßigen Anordnung im Dienste harmonischen Zusammenwirkens und in Verbindung mit einem anderen Hauptfaktor, dem Maße der Sparsamkeit, bildet ein Kriterium der, ich möchte sagen, absoluten Vollkommenheit eines Organismus, während man das Maß, in dem ein Organismus den gegebenen durchschnittlichen Verhältnissen, in denen er lebt, angepaßt ist, als Kriterium der relativen Vollkommenheit verwenden kann.

Wenn wir uns, von der Annahme ausgehend, daß die Metazoen von Protozoenkolonien abstammen, fragen, in welcher Weise sich wohl die erste, älteste Arbeitsteilung innerhalb von Protozoenkolonien geäußert haben möge, so läßt sich die Frage nur durch ganz unsichere Hypothesen beantworten, zu deren Aufstellung man nach Analogie von Vorkommnissen während der ersten Entwickelung von Metazoen, nach Analogie des Körperbaues niederer und sehr einfacher Metazoen (z. B. der Orthonectiden und Dicyemiden) und in Würdigung von Verhältnissen, wie sie sich bei gewissen koloniebildenden pflanzlichen Flagellaten, den Volvociden (Bd. I, Protozoa) finden, gelangen kann.

Man darf gewiß auch mit Fug und Recht auf die Erscheinungen hinweisen, die zutage treten, wenn auf höheren Individualitätsstufen die Koloniebildung durch Arbeitsteilung wiederum in ganz analoger Weise zur Bildung von Staaten führt.

Wie im Bienen- und Ameisenstaat die primäre, fundamentale Arbeitsteilung zur Sonderung der geschlechtlich differenzierten, fruchtbaren, gametenproduzierenden, im übrigen untätigen Fortpflanzungsindividuen von sterilen, geschäftigen Arbeitsindividuen mit verkümmerten Geschlechtsorganen führt, die allein alle Arbeiten im gemeinsamen Haushalt verrichten und auch die Beschützer und Ernährer der gewöhnlich im Baue verborgen sich aufhaltenden Geschlechtsindividuen sind, so dürfen wir annehmen, daß die erste Differenzierung von Protozoenkolonien nach der Richtung der Metazoenorganisation in der Sonderung von untätigen Fortpflanzungsindividuen (Geschlechtszellen) und zur Gründung neuer Kolonien, d. h. zur Fortpflanzung der Art unfähiger, aktiver Haushaltungsindividuen (Körperzellen, somatische Zellen) beruhte. Beide Sorten von Zellindividuen waren also ursprünglich gleichwertig und es ist vielleicht die Annahme erlaubt, daß die Geschlechtszellen anfänglich nur nicht zur Aktion gelangende, nicht ins Vordertreffen tretende Reservezellen waren, die hinter der Front, im Inneren der Kolonie zurückbleibend, in Bereitschaftsstellung verharrten, um im geeigneten Momente die sich aufreibenden und abarbeitenden oder durch äußere schädigende Einwirkungen zugrunde gehenden somatischen Zellen zu ersetzen. Dadurch, daß solche inaktive, von den somatischen Zellen ernährte, gedeckte Regenerations- und Reproduktionszellen vor allem auch die Fähigkeit beibehielten, isoliert von der Kolonie in Tätigkeit zu treten und durch fortgesetzte Teilung ein neues Heer von aktiven und inaktiven Zellindividuen zu liefern, erhielten sie die Bedeutung von Fortpflanzungszellen.

In der modernen Wissenschaft der Entwickelungsphysiologie oder Entwickelungsmechanik (Roux, Osk. Hertwig, Driesch u. a.), welche sich die Aufgabe stellt, die in der Entwickelung der Tiere aufeinanderfolgenden Formzustände, das Differentwerden und Sichorganisieren der Zellverbände, der Zellen und ihrer Organellen kausal-mechanisch auf die als gegeben angenommene Beschaffenheit des Eies (innere Faktoren) und die sukzessive Einwirkung äußerer Faktoren zurückzuführen, unterscheidet man (Driesch) die prospektive Bedeutung und die prospektive Potenz der Zellen. Es handelt sich dabei in erster Linie um Blastomeren oder dann um Embryonalzellen späterer Stadien der Entwickelung. Die prospektive Bedeutung einer Embryonalzelle wird durch das charakterisiert, was aus ihr im Verlaufe der ungestörten Entwickelung normalerweise wird, während die prospektive Potenz nach dem bestimmt wird, was aus einer Zelle unter verschiedenen, durch äußere Zufälle oder experimentelle Eingriffe bedingten anormalen Verhältnissen werden kann. Im vorliegenden Fall der Reservezellen (Regenerations- und Reproduktionszellen) würde sich ihre uneingeschränkte prospektive Bedeutung mit ihrer uneingeschränkten prospektiven Potenz decken.

Von den somatischen Zellen hingegen wollen wir annehmen, daß sowohl ihre prospektive Bedeutung (diese mehr) als ihre prospektive Potenz (diese weniger) eingeschränkt war. Die erstere war dadurch charakterisiert, daß die somatischen Zellen des Organismus während der ganzen Dauer des Lebens die Rolle beibehielten, ihre normalerweise infolge ihrer Funktion untergehenden Geschwister unter Teilungserscheinungen zu ersetzen, während ihre umfassendere prospektive Potenz darin be-

ruhte, daß sie die Fähigkeit beibehielten, größere oder kleinere Defekte unter reichlicheren Zellteilungen zu reparieren. Reservezellen und somatische Zellen gehören nicht mehr, um einen weiteren Ausdruck der Entwickelungsmechanik zu gebrauchen, zu einem „äquipotenziellen System".

Der Potenz nach blieben allerdings lange Zeit die somatischen und die Fortpflanzungszellen gleichwertig und nur die Lage, die zufälligen Beziehungen zu der Außenwelt und zu den übrigen Individuen der Kolonie waren anfänglich die entscheidenden Momente, die aus Zellindividuen in dem einen Falle aktive somatische Zellen, in dem anderen ruhende Fortpflanzungszellen werden ließen. — Nach dem Gesagten können wir uns ein niederstes Metazoon in Anlehnung an HAECKEL etwa folgendermaßen vorstellen.

C. Schema der niedersten Metazoenorganisation. Der Blastaea-Typus (Fig. 80, S. 135).

Der Körper bildet eine ellipsoidische, wie wir annehmen wollen freischwimmende, Kolonie von Zellen, die in eine von ihnen gemeinsam ausgeschiedene Gallertmasse (in der Figur schwarz) eingebettet sind, welche ein etwas geringeres spezifisches Gewicht als Wasser besitzt. Es sind 2 Hauptsorten von Zellen vorhanden. An der Oberfläche der Kolonie finden sich Zellen, die mit den einem Protozoon zukommenden Organellen (für die Lokomotion, die Nahrungzufuhr, Verdauung, Exkretion etc.) ausgerüstet sind, die aber, obschon sie anfänglich noch die Fähigkeit haben, eine beschränkte Zahl von Generationen von ihresgleichen zu erzeugen, doch isoliert für sich, sobald sie jene Organellen schon entwickelt haben, nicht mehr imstande sind, eine ganze Kolonie aus sich hervorgehen zu lassen. Diese Zellen sind die somatischen Zellen, sie besorgen alle Verrichtungen des sogenannten vegetativen Lebens der Gesamtkolonie.

Abgerückt von der Oberfläche, im Zentrum der Kolonialgallerte, finden sich Zellindividuen von indifferentem Charakter, welche, obschon sie die Anlagen für die Differenzierung sämtlicher Organellen enthalten, diese Anlagen nicht zur Entfaltung bringen. Sie verharren in einem inaktiven Zustande und werden von den somatischen Zellen ernährt und beschützt. Insofern sie die sämtlichen Anlagen eines Protozoenkörpers latent enthalten, verharren sie gewissermaßen auf einem embryonalen Zustande. Es sind die Regenerations- und Fortpflanzungszellen.

Beim Untergang der einzelnen somatischen Zellen, der eine normale Folge ihrer Arbeitsleistung ist, werden sie von benachbarten lebenskräftigeren Somazellen aus ersetzt, die sich zu diesem Zwecke verjüngen. Die Verjüngung oder Entdifferenzierung besteht darin, daß sie ihre spezifischen Organellen rückbilden und resorbieren und daß ihr Plasma sich der verschiedenen Einschlüsse entledigt. Die so verjüngte, zu einem undifferenzierten Zustande zurückgekehrte Zelle teilt sich. Ihre Tochterzellen bilden wieder neue Organellen, und es treten in ihrem Protoplasma wieder neue Einschlüsse als Produkt der Assimilation, Dissimilation und Sekretion der Zelle auf. Der natürlich-normale Abgang wird so beständig ersetzt. Gehen kleinere mehrzellige Fragmente infolge äußerer

schädigender Einflüsse zugrunde, so geschieht die Reparation des Defektes (Wundheilung) auf dem nämlichen Wege, durch Verjüngung der zurückbleibenden Zellen der Nachbarschaft und nachfolgende fortgesetzte Teilung derselben.

Wenn große Stücke des Körpers durch gewaltsame äußere Einwirkungen zerstört werden, so reicht der Ersatz durch Nachkömmlinge einzelner sich verjüngender Zellen des Wundrandes nicht aus. Es verjüngen, es entdifferenzieren sich ganze Zellterritorien und liefern das Regenerat, und es treten vor allem die benachbarten Reservezellen als Regenerationszellen (Neoblasten) von großer Leistungsfähigkeit in Aktion.

Die Neubildung nach erfolgter Entdifferenzierung von Zellen oder Zellkomplexen, welche bereits funktioniert haben, spielt im allgemeinen gegenüber der Neubildung aus indifferent gebliebenen Zellen oder Zonen im Tierreich eine geringere Rolle. Zellteilungen werden während der Entwickelung von Geweben überall in denselben angetroffen; haben aber die Zellen oder Zellkomplexe ihre spezifischen Organellen schon gebildet und haben sie zu funktionieren begonnen, so sind ihre Teilungen ebenso selten wie früher häufig oder sie kommen (Ganglienzellen, Sinneszellen) für gewöhnlich überhaupt nicht mehr vor. Vielmehr sieht man sich dann in den Geweben und Organen an bestimmten, zweckmäßig gelegenen, ihre Funktion nicht störenden Stellen Indifferenzzonen erhalten, auf welche die Zellteilungserscheinungen beschränkt sind und von denen sowohl der normale Ersatz als die typische Regeneration und auch die atypische, pathologische Proliferation (Geschwulstbildung) ausgeht. Vgl. besonders die Abhandlungen von Schaper (1902, 1905).

Wenn sämtliche somatischen Zellen aus Erschöpfung oder aus äußeren Ursachen zugrunde gehen (Tod des Metazoenkörpers), so fangen jene inaktiven Zellen an, sich zu vermehren. Eine jede Zelle läßt durch fortgesetzte Teilungen wieder eine neue ganze Kolonie (ein ganzes Metazoenindividuum) aus sich hervorgehen, wobei die meisten, nämlich die an die Oberfläche tretenden Zellen, als somatische Zellen ihre Anlagen entfalten und in Aktion treten, während die in die Tiefe zu liegen kommenden inaktiv bleiben, die Anlagen der Organellen im latenten Zustande aufbewahren. In diesem Falle spielen die inaktiven Zellen die Rolle von Fortpflanzungszellen.

Aus dieser Betrachtung würde sich der Satz von umfassender Tragweite ergeben, daß Regeneration und Entwickelung (Bildung neuer Metazoenindividuen aus Fortpflanzungszellen) bei den Metazoen nur verschiedene Formen einer und derselben Grunderscheinung sind.

Die inaktiven Reservezellen liefern als Regenerationszellen Flickarbeit, als Fortpflanzungszellen besorgen sie eine so gründliche Reparatur, daß das alte Kleid durch ein zwar ganz ähnliches, aber ganz neues ersetzt wird, eine vollkommene Restitutio in integrum.

Das gesamte Soma ist nur eine vorübergehende Hülle, in der die Anlagen eines dauernden Stockes von spezifisch beanlagten Zellen in die Erscheinung treten. Aufgabe der sich von Zeit zu Zeit ablösenden, sterblichen Hüllen ist es, durch die elementaren Leistungen

der Ernährung und des Schutzes das spezifische Leben vermittelst der überlebenden Reservezellen dauernd zu erhalten (Erhaltung der Art).

Wir können annehmen, daß bei der hypothetischen ältesten Metazoenform somatische und Fortpflanzungszellen der Anlage nach, also potentiell, gleichwertig waren und daß diese Gleichwertigkeit sich auch noch bis auf junge Stadien der somatischen Zellen erhielt, so daß eine jede ganz junge somatische Zelle noch fähig war, für sich isoliert, nach Art von Fortpflanzungszellen durch fortgesetzte Teilung ein neues Metazoenindividuum zu bilden (unbeschränkte prospektive Potenz). Bei längerer Dauer der Arbeitsleistung aber verlor sich diese Fähigkeit bei den somatischen Zellen und reduzierte sich vielleicht auf das Vermögen, unter Verjüngung durch einige Male wiederholte Teilungen ihres gleichen zu liefern. Eine analoge Erscheinung findet sich in den Staaten der Hymenopteren, die eine höhere Individualitätsstufe darstellen, wo aus einem in eine Arbeiterzelle abgelegten Arbeiterei immer noch ein fruchtbares Weibchen (Königin) erzogen werden kann, wenn dem sich entwickelnden Embryo oder der jungen Larve reichlichere Nahrung von der Qualität derjenigen zugeführt wird, mit welcher die Bienen die Königinnenzellen ausrüsten. In vorgerückteren Stadien der Metamorphose ist eine solche künstliche Beeinflussung der Entwickelungsrichtung aber nicht mehr möglich.

Die fundamentale ursprüngliche Uebereinstimmung von Regenerations- und Fortpflanzungsvermögen tritt dann noch deutlicher hervor, wenn man sich erinnert, daß es Organismen gibt, deren weibliche Fortpflanzungszellen ohne vorhergegangene Befruchtung sich entwickeln können (Parthenogenesis).

Ueber den ursprünglichen strukturellen, d. h. morphologischen Unterschied zwischen inaktiven Fortpflanzungs- und Regenerationszellen einerseits und aktiven, somatischen Zellen anderseits legen die Tatsachen der vergleichenden Zellenlehre folgenden Gedanken nahe. Die somatischen Zellen waren den gewöhnlichen Zellindividuen irgendeiner Protozoenkolonie gleichwertig, d. h. mit jenen verschiedenen Organellen ausgerüstet, die bei einem Protozoon im Dienste des vegetativen Lebens (der Nahrungszufuhr, der Cyclose, der Verdauung, der Defäkation, der Exkretion, der Atmung, der Kontraktion, der Lokomotion etc.) stehen. Man kann sich also das Soma eines einfachsten Metazoon als eine Sarcodinen- oder Flagellaten- oder Ciliaten etc. -Kolonie vorstellen.

Von den Fortpflanzungs- und Regenerationszellen hingegen hat man anzunehmen, daß an ihnen besondere vegetative Organellen nicht ausgebildet, daß sie vielmehr undifferenzierte kuglige Zellen waren, höchstens mit dem Vermögen amöboider Formveränderung ausgestattet.

Gegenüber dieser Betrachtung von prinzipieller Bedeutung vermögen wir der speziellen Frage nach der besonderen Beschaffenheit der somatischen Zellen nur eine untergeordnete Bedeutung beizumessen. Es ist wahrscheinlich, daß sich erdgeschichtlich zu oft wiederholten Malen koloniebildende Protozoen der verschiedensten Abteilungen durch Arbeitsteilung auf die Stufe von Metazoen erhoben haben, und es ist möglich, daß mehrere Abteilungen der uns bekannten niedersten Metazoen selbständig aus verschiedenen Protozoengruppen hervorgegangen sind.

Lediglich um ein Schema zu konstruieren, wollen wir einer hypothetischen niedersten Stammform der Metazoen, der Blastaea, folgende Organisation (Fig. 80) zuschreiben, für deren Konstruktion wir uns den Bau von Volvox in vieler Beziehung als Muster nehmen, nur daß wir ihr eine tierische Ernährungsweise zuschreiben.

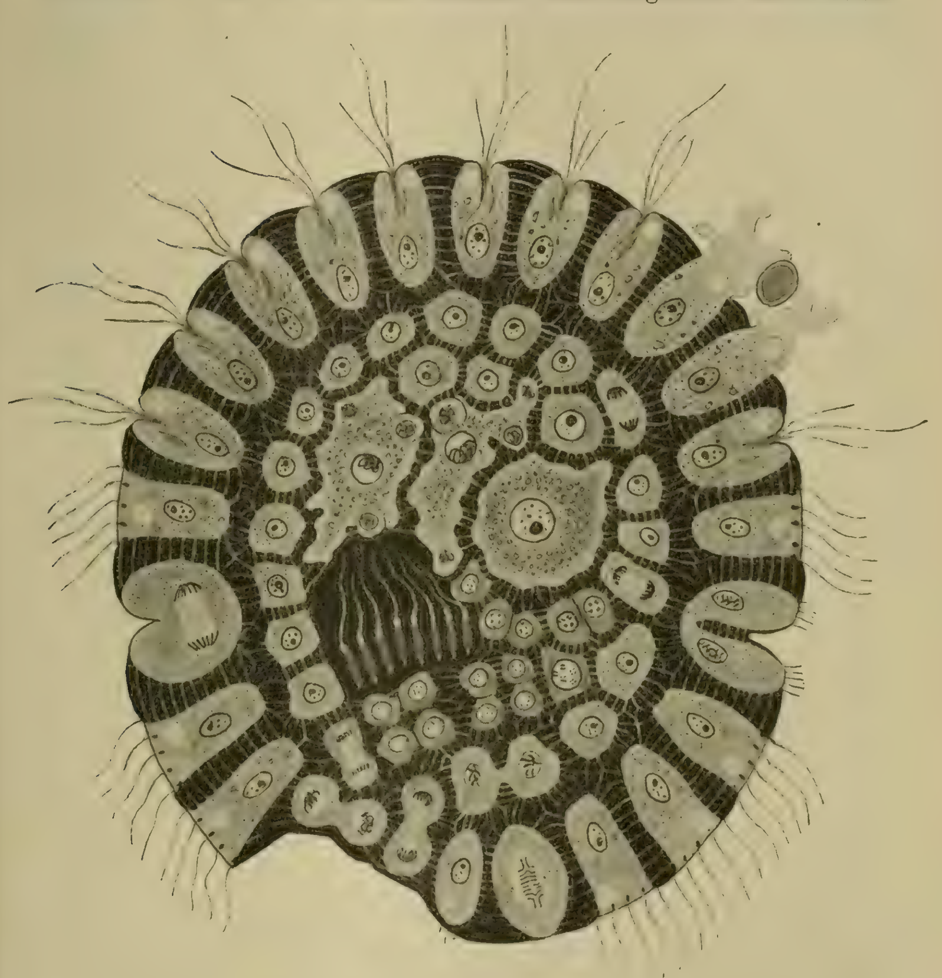


Fig. 80. Schematische Darstellung einer erdachten niedersten Metazoenorganisation auf der Blastaeastufe. Für die Erklärung siehe Text. Die von protoplasmatischen Verbindungsfäden der Zellen durchzogene Gallerte ist schwarz dargestellt. Hinten ein Defekt am Körper, der einerseits von den benachbarten Epithelzellen, anderseits von den in der Tiefe liegenden Regenerationszellen aus repariert zu werden beginnt. Original.

Die somatischen Zellen (Protozoenindividuen) sind der gallertigen strukturlosen Grundsubstanz oberflächlich in einschichtiger Lage eingebettet. Eine solche Aneinanderlagerung von Zellen an einer Oberfläche nennt die Lehre von den Zellen und den aus Zellen gebildeten Geweben ein Epithel- oder Oberflächengewebe. Im vor-

deren Bezirk des Körpers besitzt jede solche Zelle an der freien, nach außen gerichteten Oberfläche bewegliche Geißelhaare (Flagellen), so daß der Vorderteil des Tieres an der ganzen Oberfläche mit Geißeln besetzt ist. Am mittleren und hinteren Bezirk des Körpers sind die Geißelhaare zellreicher, cilienähnlich. Durch das Schlagen der Geißelhaare in einer Richtung, z. B. gegen den einen („hinteren") Pol, wird die Lokomotion des Körpers in der entgegengesetzten Richtung (mit dem „vorderen" Pole voran) bewerkstelligt. An der Basis der Geißeln an den Zelleibern im vorderen Teil des Körpers je ein Cytostoma zur Aufnahme von feinen Nahrungspartikelchen (kleinen Protozoen, einzelligen Pflanzen usw.), mit denen der Körper beim Umherschwimmen in Berührung kommt. Ist die Nahrung eine reichlichere und besteht sie namentlich aus größeren Stücken, so ziehen die Somazellen an der Kontaktstelle ihre Flagellen ein, entwickeln dafür Lobopodien oder Pseudopodien, und bewältigen und verdauen die Nahrung nach Art von Sarcodinen. Unverdaute Reste werden ebenfalls nach Art der Sarcodina ausgestoßen, und zwar nach außen über Bord geworfen. In jeder Somazelle entleert eine pulsierende Vakuole ihren Inhalt ebenfalls an ihrer mit Bezug auf den Blastaeakörper äußeren Oberfläche. Außer der pulsierenden Vakuole enthalten die Zellen Tröpfchen eines giftigen Sekretes, das, auf Reize hin ausgespritzt, für Feinde eine defensive, für kleine Beute eine offensive, lähmende Wirkung hat. Eines der Geißelhaare an den Zellen am Vorderkörper ragt über die anderen hervor und ist besonders befähigt, äußere Reize zu empfangen und weiter zu leiten.

Die von der oberflächlichen Schicht somatischer Zellen umschlossene zentrale Gallerte enthält eine Menge größerer kugliger Reservezellen, Regenerationszellen, Keimzellen, Fortpflanzungszellen. Einzelne stärkere Zellen unter ihnen zeichnen sich dadurch aus, daß sie sich unter Bildung amöboider Fortsätze auf Kosten benachbarter, minder kräftiger, abortiver Fortpflanzungszellen ernähren und vergrößern.

Die somatischen Zellen stehen miteinander und mit den Reservezellen durch feine, die Gallerte durchsetzende Protoplasmafortsätze in Zusammenhang. Durch diese Fortsätze erfolgt nicht nur eine Weiterleitung und Verteilung der verdauten Nahrung, sondern auch eine Fortpflanzung von Erregungen die durch äußere Reize hervorgerufen werden, welche die Sinnes-Geißelhaare treffen. Bei Ueberschreitung einer gewissen Erregungsschwelle reagieren die somatischen Zellen durch Aenderung, etwa Umkehr, der Schlagerichtung ihrer Geißeln, wodurch eine Fluchtbewegung zustande kommt.

Von den Reservezellen spielen die oberflächlichen vorwiegend die Rolle von Regenerationszellen (Neoblasten), die übrigen sind die Fortpflanzungszellen. Je nach der besonderen Ausbildung dieser Fortpflanzungszellen sind verschiedene Generationen unserer Lebewesen zu unterscheiden. Bei den einen Generationen sind die Fortpflanzungszellen Parthenogonidien (vgl. Volvox, Bd. I). Beim jeweiligen Absterben und Zerfall des Soma werden sie frei und entwickeln sich direkt weiter zu neuen Blastaeaindividuen. Von Zeit zu Zeit, unter dem Einfluß oder der Induktion besonderer Existenzbedingungen, vielleicht bei Nahrungsmangel, treten geschlechtliche Generationen auf.

deren Fortpflanzungszellen als Gameten konjugations-, oder, was dasselbe sagen will, befruchtungsbedürftig sind. Da der Unterschied von Makrogameten und Mikrogameten schon bei den Protozoen (siehe dieses Handbuch, 1. Bd., sowie 2. Bd., HAECKER, Zeugungslehre, S. 62) weitverbreitet zu konstatieren ist, so dürfen wir auch schon der hypothetischen Blastaea eine solche Ausbildung gesonderter Gameten zuschreiben.

Gewisse Keimzellen (Oogonien) werden durch starkes Wachstum und Ablagerung von Reservenährstoffen (Nahrungsdotter) in ihrem Protoplasma (infolge phagocytärer Ernährung auf Kosten benachbarter abortiver Keimzellen) und unter Reduktionserscheinungen an der chromatischen Substanz ihres Kernes zu Makrogameten, oder, um die für die Metazoen übliche Bezeichnung zu gebrauchen, zu befruchtungsfähigen und befruchtungsbedürftigen Eiern. Andere Keimzellen hingegen (Antheridien oder Spermatogonien) liefern durch rasch fortgesetzte Teilungen und unter Reduktion der Chromatinelemente auf die Hälfte eine größere Zahl kleiner, protoplasmaarmer, je ein langes, bewegliches Flagellum bildender Mikrogameten, Spermien oder Spermatozoen (Samenfäden).

Die Differenzierung der Fortpflanzungs- oder Geschlechtszellen in Eier und Spermatozoen ist selbst wieder lediglich aus dem Gesichtswinkel der Arbeitsteilung zu betrachten. Die großen nahrungsdotterhaltigen Eier übernehmen die Aufgabe, zur Gründung eines neuen Zellenstaates (eines Metazoenindividuums) das nötige Baumaterial zu liefern und verzichten auf die Beweglichkeit. Die Spermatozoen (Spermien) hingegen verzichten auf die Beibringung von Baumaterial, sie stellen sich durch Ausbildung eines kräftigen Flagellums in den Dienst der Beweglichkeit, werden in ihren Bewegungen nicht durch einen schweren Plasmaleib gehemmt und können wegen ihrer geringen Größe in großer Anzahl produziert werden, wodurch die Chancen vermehrt werden, daß wenigstens einzelne an den Ort ihrer Bestimmung, zu den befruchtungsbedürftigen Eiern gelangen. Die geringe Größe erleichtert außerdem das Eindringen der Spermatozoen in den Körper anderer Individuen und in die dort bereitliegenden Eier zum Zwecke der Befruchtung.

Dem inneren Wesen nach, d. h. was die Ausrüstung mit Anlagen anbetrifft, blieben und bleiben die Eier und Spermatozoen äquivalent. Auch wenn man bei zwei der Form nach differenten Fortpflanzungszellen die so verschieden ausgebildeten Cytoplasmaleiber vertauschen, dem Eikern die dürftige Plasmahülle und das Flagellum des Samenfadens, dem Spermakern den üppigen Plasmaleib des Makrogameten zuteilen würde, würde weder die Befruchtung verunmöglicht, noch die Entwickelungsrichtung nach erfolgter Befruchtung geändert werden.

In weiterer Schematisierung der bei koloniebildenden Einzelligen (Volvociden) und bei Metazoen gewonnenen Erfahrungstatsachen dürfen wir bei den verschiedenen Formen des Blastaeatypus bezüglich der Erzeugung der Eier und Spermatozoen ein verschiedenes Verhalten annehmen. Bei den einen bestand die Geschlechtsgeneration aus hermaphroditischen Individuen, d. h. solchen, die in dem zentralen Haufen von Geschlechtszellen (Keimdrüse, Gonade) sowohl Eier als Spermien erzeugten (Zwitterdrüse). Bei den anderen erstreckte sich die Arbeitsteilung, die zur Differenzierung männlicher und weiblicher Geschlechtszellen führte, auch auf die sie

erzeugenden Individuen, so daß die einen Individuen (die Männchen) in ihrer Gonade (Hoden, Spermarium) nur Spermatozoen, die anderen (die Weibchen) in ihrer Keimdrüse (Eierstock, Ovarium) nur Eier produzierten.

Der hypothetische erdgeschichtliche (phylogenetische) Vorgang der Differenzierung der Geschlechter wäre nach dem Gesagten — diese Anschauung kann nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft als sicher begründet gelten — gerade umgekehrt, als die historische Bildung der Begriffe und Bezeichnungen für die Geschlechter. Die letzteren bezogen sich auf die hochstehenden Metazoen, in erster Linie den Menschen, bei denen sich die Individuen, welche verschiedene Gameten produzieren, auch äußerlich, durch die sogenannten sekundären Geschlechtsmerkmale unterscheiden. Der auffällige äußere Unterschied von Männchen und Weibchen wurde dann auch auf das innere Wesen der beiderlei Gameten übertragen. Es genügt der Hinweis auf die irrtümliche populär-symbolische Auffassung, wonach bei der Befruchtung „der Same in ein fruchtbares Erdreich fällt".

Für den Fall des hermaphroditischen Zustandes der Geschlechtsgeneration dürfen wir ferner die Annahme machen, daß sich die Spermatozoen und die Eier nicht gleichzeitig entwickelten, daß also eine Selbstbefruchtung ausgeschlossen war.

Was die Art und Weise betrifft, in der die Geschlechtszellen frei wurden, dürfen wir uns vorstellen, daß das im allgemeinen durch Absterben und Zerfall des Somas geschah. Doch bietet auch die Annahme keine Schwierigkeiten, daß der Zerfall des Somas der Weibchen (ihr Tod) erst nach erfolgtem Eindringen der Spermatozoen und nach erfolgter Verbindung derselben mit den reifen Eizellen (Befruchtung) erfolgte.

Nach einer wissenschaftlich wohlbegründeten Ansicht liegt eine Hauptbedeutung der Befruchtung in der dabei stattfindenden Vermischung individuell verschiedener Qualitäten bzw. erblicher Anlagen (Amphimixis), wobei stets neue vorteilhafte und lebenskräftige Kombinationen neben indifferenten oder sogar unzweckmäßigen zustande kommen, die zweckmäßigen, welche Selektionswert besitzen, aber größere Chance haben zu überleben, als die unzweckmäßigen, welche der Kampf ums Dasein immer wieder ausjätet. Wenn sich dies so verhält, so ist die Befruchtung nicht eine absolut notwendige, sondern nur eine in dem Maße bedeutungsvolle Erscheinung, als sie für die Erhaltung der Art nützlich ist. Nun ist aber eine Qualitätenmischung, ein Austausch erblicher Anlagen zwischen erwachsenen Metazoenindividuen nicht möglich, sondern „Mischen kann sich Organisches nur im Zustand der Zelle" (Boveri). Von diesem Gesichtspunkte aus ist es verständlich, daß neue Metazoenindividuen nicht ausschließlich auf sogenanntem ungeschlechtlichen Wege aus größeren Bruchstücken elterlicher Organismen unter nachfolgender Regeneration entstehen, daß vielmehr das höhere organische Leben periodisch zum Zwecke der Amphimixis wieder auf die Protozoenstufe der einfachen Zelle zurückkehrt. Alles spricht dafür, daß es in dieser periodischen Rückkehr auf die Stufe eines konjugationsfähigen Protozoon in der erdgeschichtlichen Lebensbahn der Metazoen vom Anbeginn ihrer Evolution aus den Protozoen an niemals eine längere Unterbrechung gegeben hat. Hieraus und aus der Würdigung des die Organismenwelt beherrschenden Gesetzes der Vererbung, mit vor-

läufigem Ausschluß der auch auf die Entwickelung umgestaltend wirkenden Faktoren der Variation und Selektion, würde sich ohne weiteres ergeben, daß bei der jeweiligen Neubildung eines Metazoenorganismus, bei dieser „Restitutio ab ovo in integrum", derselbe Weg verfolgt wird, auf welchem das betreffende Metazoon erdgeschichtlich zustande kam. Wir gelangen so zu dem Rekapitulationssatze, der von HAECKEL als „biogenetisches Grundgesetz" formuliert wurde: Die Ontogenie oder individuelle Entwickelungsgeschichte ist eine rasche Wiederholung der Phylogenie oder Stammesgeschichte. (Vgl. hierüber auch Abschnitt I dieses Bandes, Logisches und Methodisches, S. 33.) Unter individueller Entwickelungsgeschichte, Ontogenie oder Embryologie versteht man dabei den Verlauf der auf sukzessiven räumlich und zeitlich normierten Zellteilungen und auf Differenzierungen zwischen den Zellen und innerhalb derselben beruhenden Vorgänge, die aus einer Eizelle ein erwachsenes Metazoon hervorgehen lassen; unter Phylogenie oder Stammesgeschichte hingegen die hypothetische Reihe von Veränderungen, die im Verlaufe der Erdgeschichte sukzessive an den erwachsenen Vorfahren einer Tierform aufgetreten sein mögen, beispielsweise zuerst die Bildung einer weniggliedrigen Protozoenkolonie, dann die Zunahme ihrer Gliederzahl, die bestimmte Anordnung und Gruppierung der Glieder, dann das erste Auftreten einer Arbeitsteilung, Sonderung der Geschlechtszellen und der Keimzellen, Uebergang der Protozoenkolonie auf die Stufe eines Protozoenstaates (eines Metazoenindividuums), fortschreitende Arbeitsteilung und Differenzierung innerhalb des Somas sowohl als des Gonadengewebes usw.

Die Berechtigung zur Aufstellung phylogenetischer Hypothesen, die unser wissenschaftliches Bedürfnis nach bestimmten Vorstellungen über die erdgeschichtliche Entwickelung der Organismenwelt mehr oder weniger befriedigen, immer unter der Voraussetzung natürlichen, erfahrungsgemäßen Geschehens, leiten wir vornehmlich aus den Tatsachen der Morphologie der lebenden und ausgestorbenen Tierformen und ihrer Chronologie ab. Diese lehren, daß einerseits heutzutage noch neben hochentwickelten Formen niedere in größter Mannigfaltigkeit und auf allen möglichen Abstufungen der Ausbildung und Komplikation vorkommen, die uns entsprechende Vorfahrenformen zum mindesten als denkmöglich erscheinen lassen, und daß andererseits in der Erdgeschichte tatsächlich der Tierwelt bestimmter Epochen in früheren Perioden eine Fauna von Tieren mit anders und vielfach primitiverer Ausprägung des nämlichen Organisationstypus vorausgegangen ist, deren Reste uns in versteinertem Zustande erhalten sind.

Wenn die Amphimixis eine so große physiologisch-biologische Bedeutung hat, daß sie die Tiere — sit venia verbo — zwingt, immer und immer wieder auf ihren phylogenetischen Ausgangspunkt zurückzukehren, immer wieder von vorne anzufangen, so ist doch ersichtlich, daß uns eine solche Amphimixis bei der bloßen Regeneration somatischer Körperteile, denen nur eine kurze, vorübergehende Lebenstätigkeit beschieden ist, als eine unnütze Komplikation erscheinen würde.

D. Schema eines primitiven dreischichtigen Metazoenorganismus. Der Gastraea-Typus (Fig. 81, S. 144).

Wir halten uns bei der Aufstellung dieses Schemas vorwiegend an die bekannte Organisation der heute lebenden Hydroidpolypen. Doch stellen wir uns die entsprechende hypothetische Stammform nicht festsitzend, sondern freischwimmend vor. Es ließen sich viele Gründe dafür anführen, daß folgende Vorstellung von der Weiterentwickelung der hypothetischen Blastaea, eine Vorstellung, die im wesentlichen eben nur auf der Annahme einer weitergehenden Arbeitsteilung in der Richtung der höheren tierischen Organisation beruht, zulässig ist.

Der vordere Bezirk der somatischen Zellschicht (des Ursomaepithels) der Blastaea übernimmt immer ausschließlicher ernährende und verdauende Funktionen. Er bekommt eine Einsenkung, die beginnende Darmhöhle, die immer tiefer wird. Dadurch wird die Blastaea zur Gastraea. Eine plausiblere Hypothese als diese in Haeckels berühmter Gastraeatheorie begründete Annahme läßt sich auch heute noch nicht aufstellen. Das Charakteristische der Metazoenorganisation besteht in allererster Linie auch in dem Vorhandensein eines Darmes, in welchem die von außen aufgenommene Nahrung verdaut und resorbiert wird. Die Entstehung einer solchen Vorrats- und Verdauungskammer, in welcher ungestört durch äußere Einflüsse und unbehelligt durch anderweitige Funktionen die Wandzellen sich ausschließlich der chemischen Bearbeitung der aufgenommenen Nahrungsstoffe widmen, kann man sich in der Tat am einfachsten und natürlichsten durch eine Einsenkung der schon im Dienste der Nahrungsaufnahme stehenden vordersten Region des Soma der Blastaea vorstellen. Jeder Schritt in der Richtung der fortschreitenden Vertiefung der Einsenkung war ein Fortschritt, eine Verbesserung. Dabei blieb die Kommunikation mit der Außenwelt durch die Einstülpungsöffnung, den Mund, zu jeder Zeit intakt und funktionsfähig.

Wichtige Stützen der Gastraeatheorie liefern die vergleichende Ontogenie und die vergleichende Anatomie. Die erstere zeigt, daß die im Tierreich am weitesten verbreitete Keimform, die Urdarmlarve oder Gastrula, im wesentlichen einer eingestülpten Blastaea entspricht und daß viele nach verschiedenen Richtungen anscheinend stark abweichende Keimformen auf den Typus der Gastrula zurückgeführt werden können. Die vergleichende Anatomie aber belehrt uns darüber, daß gewisse niedere Metazoen, wie z. B. die Hydrozoen, im erwachsenen Zustande Variationen und Modifikationen eines Typus darstellen, welcher im wesentlichen einer eingestülpten Blastaea, d. h. unserer Gastraea entspricht.

Dadurch, daß ausschließlich die Zellen des eingesenkten oder eingestülpten Somaepithels, d. h. die nunmehrigen Darmepithelzellen, die ernährenden Funktionen übernehmen, werden die außen an der Körperoberfläche bleibenden Zellen des nicht eingestülpten Somaepithels, die Zellen des nunmehrigen Körperepithels entlastet und können sich ausschließlich den übrigen Verrichtungen des Körpers widmen, besonders solchen, die der Natur der Sache nach an die Oberfläche gebunden sind.

Durch die Einstülpung des Ernährungsepithels kommt die Masse der Keimzellen zwischen Körper- und Darmepithel zu liegen, so daß die Wandung des Körpers dreischichtig wird. In diesem Punkte und in der gleich zu besprechenden Annahme einer weitergehenden Arbeitsteilung zwischen den Zellen des Körper- und des Darmepithels weichen wir von der HAECKELschen Auffassung der hypothetischen Gastraea einigermaßen ab, nach welcher die Gastraea bloß aus undifferenzierten Schichten, dem einfachen Körperepithel und dem einfachen Darmepithel bestand und die Geschlechtsprodukte aus Zellen entweder des Körperepithels oder des Darmepithels ihren Ursprung nahmen. Nach unserer Auffassung hat man sich die Körperepithel- und Darmepithelzellen der Gastraea als spezialisierte somatische Zellen vorzustellen, das Körperepithel und Darmepithel als spezialisierte Oberflächengewebe, die allerdings ontogenetisch aus nicht spezialisierten Keimepithelien hervorgingen.

Den Körper der Gastraea (Fig. 81, S. 144) stellen wir uns ellipsoidisch vor, als einen freischwimmenden Hydropolypen ohne Tentakel. Die beiden Pole der Hauptachse, der orale und aborale, sind ungleich differenziert. Am vorderen, oralen Pole liegt die runde Mundöffnung, welche in die geräumige ellipsoidische Darmhöhle hineinführt, die am hinteren oder aboralen Pole blind geschlossen ist. Die kompakte Körperwand besteht aus drei Schichten, dem äußeren oder ektodermalen Körperepithel, der mittleren oder mesodermalen Masse von Geschlechtszellen (Gonadengewebe) und dem inneren oder entodermalen Darmepithel. Die äußere und die innere Schicht bilden das tätige, die inaktive Masse der Geschlechtszellen ernährende und schützende Soma.

Im äußeren und inneren Körperepithel rücken die Zellen unter Reduktion der sie trennenden Gallerte, in die sie bei der Blastaea eingebettet waren, näher aneinander, bleiben aber nach wie vor durch gleich zu besprechende feine Protoplasmafortsätze miteinander in Zusammenhang. Die innere gallertige Grundsubstanz ist durch die Einstülpung des Ernährungsepithels zur Bildung des Darmes auf eine dünne Schicht, die Grenzlamelle (Basalmembran) zwischen innerem Darm- und äußerem Körperepithel reduziert, welcher im hinteren Umfang des Körpers das Gonadengewebe eingelagert ist.

Die äußere Schicht des Reservezellen- oder Keimzellenmaterials, das bei der Blastaea unmittelbar unter dem Somaepithel lag, die Schicht der Regenerationszellen (Neoblasten), ist durch den Einstülpungsvorgang in zwei Schichten zerlegt, die am Munde ineinander übergehen. Die äußere unter der nicht eingestülpten somatischen Zellenlage liegende Schicht bildet die basale Schicht der Regenerationszellen des Körperepithels; der übrige, mit der somatischen Ernährungszellenschicht eingestülpte Bezirk hingegen bildet die basale Regenerationszellenschicht des Darmepithels. Aehnlich gelagerte Zellen von ähnlicher Bedeutung heißen bei den heute lebenden Hydroiden intermediäre oder interstitielle Zellen.

Wir nehmen an, daß die Regenerationszellen (Neoblasten) des Körperepithels die verschiedenen Elemente des Körperepithels, aber nur diese, zu regenerieren vermögen. Ebenso haben die Regenerationszellen des Darmepithels die Fähigkeit, die Elemente des Darmepithels,

aber nur diese, zu regenerieren. Die Regenerationszellen des Körperepithels hätten also die Fähigkeit verloren, Defekte im Darmepithel zu reparieren und umgekehrt. Es ist also eine Arbeitsteilung und Spezialisierung innerhalb der Regenerationszellen eingetreten, welche der Arbeitsteilung im ganzen Körper in einiger Entfernung folgt. Die prospektiven Potenzen der Regenerationszellen sind somit eingeschränkt. Die Regenerationszellen sind gewissermaßen die Spezialreserven hinter den in der Front kämpfenden Heeresabteilungen, während die Fortpflanzungszellen die weiter zurückstehende Generalreserve für das ganze Heer darstellen.

Durch ihre Spezialisierung haben die Regenerationszellen den Charakter von wahren Keimzellen, von Fortpflanzungszellen, die wieder das ganze Soma aus sich hervorgehen lassen können, verloren. Sie haben den Charakter von somatischen Zellen erlangt. Das Soma hat durch sie eine vom Keimzellenmaterial ausgehende Bereicherung erfahren.

Zum Vergleich seien die tatsächlich bei einem einfachen zweiblättrigen Organismus, dem Süßwasserpolypen (Hydra) beobachteten Erscheinungen erwähnt. Es wurde hier festgestellt, daß sich das Körperepithel nicht aus dem Darmepithel, sondern nur aus Körperepithel regenerieren kann (wenn auch aus ganz kleinen Stücken) und umgekehrt (NUSSBAUM 1887, 1890).

Die mesodermale Masse des Keimzellenmaterials bildet die Gonade. Wir nehmen an, daß bei der Gastraea Parthenogenesis nicht mehr vorkommt und daß die Geschlechter getrennt sind. Die Gonade ist also entweder (beim Weibchen) ein Ovarium (Eierstock) oder (beim Männchen) ein Spermarium (Testis, Hode).

Die Entleerung der Geschlechtszellen erfolgte entweder zwischen den auseinanderweichenden Körperepithelzellen hindurch direkt nach außen (Fig. 81, 7) oder zwischen den auseinanderweichenden Darmepithelzellen hindurch in den Darmraum und aus diesem durch den Mund nach außen.

Im ersteren Fall zeigte die Gonade frühzeitig während der Entwickelung nähere Beziehungen zur Anlage des Körperepithels resp. der basalen Regenerationszellenschicht desselben, der sie sich anschmiegte, im letzteren Falle nähere Beziehungen zur Anlage des Darmepithels.

Nehmen wir an, daß bei einer heute lebenden Form diese Beziehungen sehr frühzeitige und sehr enge geworden seien, so könnten sich die Verhältnisse dem Beobachter so darstellen, daß sich die Gonade in dem einen Falle aus der Anlage des Darmepithels (dem Entoderm), in dem anderen aus der Anlage des Körperepithels (dem Ektoderm), speziell der tieferen Lage von interstitiellen Regenerationszellen hervorzubilden scheinen.

Die Befruchtung erfolgte entweder im umgebenden Wasser oder bei Entleerung der Geschlechtsprodukte in den Darm, im Inneren der Darmhöhle. Im letzteren Falle ist anzunehmen, daß die Spermatozoen des Männchens, durch den Mund nach außen entleert, im Wasser herumschwärmend, mit Weibchen in Berührung kommend, durch deren Mund in die Darmhöhle gelangen und hier die Befruchtung der Eier vermitteln konnten. Blieben die befruchteten Eier auch nur kurze Zeit in der Darmhöhle zurück, so daß sich die ersten Ent-

wickelungs-(Teilungs-)vorgänge in der mütterlichen Darmhöhle abspielten, so war der einfachste Fall einer Brutpflege gegeben.

Jede der drei Hauptschichten der Gastraea hat sich durch weitergehende Arbeitsteilung kompliziert und differenziert.

A. Das äußere Körperepithel zeigt folgende Zusammensetzung. Es besteht aus:

1) Epithelwimper- zugleich Epithelmuskelzellen (Fig. 82 A). Es sind dies die motorischen Zellen. Sie bilden den Hauptbestandteil des Epithels und bestehen aus dem Zellenleib, dessen freie äußere Oberfläche Cilien trägt, während die meist verjüngte Basis in zwei lange fadenförmige Muskelfortsätze ausgezogen ist, die in diametral entgegengesetzter Richtung verlaufen, so daß beide zusammen eine Muskelfaser bilden, welcher der Zelleib mit dem Kern an einer Stelle als bewimpertes Muskelkörperchen (Myoblast) aufsitzt. Die Muskelfortsätze der Epithelmuskelzellen verlaufen in der äußeren Partie der gallertigen Grenzlamelle in zirkulärer Richtung um den Körper herum und bilden zusammen eine sogenannte äußere Ringmuskelfaserschicht. In der Achse eines jeden Muskelfaserfortsatzes ist ein Faden, eine Fibrille (oder deren mehrere) kontraktiler Substanz entwickelt, d. h. eines homogenen, stärker lichtbrechenden Umwandlungsproduktes des Protoplasmas, das die Eigenschaft hat, auf Reize hin sich nur in einer Richtung, in der Längsrichtung, aber energischer als allseitig kontraktiles undifferenziertes Protoplasma, zusammenzuziehen.

2) Sinneszellen (Aesthocyten). Es sind dünn zylindrische oder stabförmige Zellen (Fig. 81, *1*), die nicht viel Platz versperren. Sie besitzen ein über die beweglichen Cilien der benachbarten Wimperzellen hinaus vorragendes, unbewegliches Sinneshaar (Sensille) oder ein Büschel solcher Sinneshaare, das zur Aufnahme der verschiedensten äußeren Reize befähigt ist.

3) Giftdrüsenzellen (Fig. 81, *4*). Diese sondern in ihrem Protoplasmaleib ein mit giftiger Flüssigkeit erfülltes Bläschen ab, das auf einen durch ein kurzes Sinneshaar (Cnidocil, Cnidosensille) an der Oberfläche der Zelle vermittelten Reiz hin zu Offensiv- oder Defensivzwecken ausgestoßen wird und dabei den Inhalt entleert.

4) Exkretionswimperzellen (Fig. 81, *5*). Kolbenförmige Zellen, an denen die cilientragende Oberfläche eingesunken ist. Im Protoplasma des tieferen verdickten Teiles liegen Exkretionsvakuolen, die ihren Inhalt von Zeit zu Zeit in die Wimpergrube entleeren, aus der er durch das Spiel des Cilienbüschels nach außen befördert wird. Da die wimpernde Exkretgrube ins Innere einer Zelle eingesenkt ist, so können wir sie als intracellulär bezeichnen. Die Annahme derartiger Exkretionswimperzellen ist stark hypothetischer Natur.

5) Nerven- oder Ganglienzellen (Neurocyten, Neuronen) (Fig. 81, *3*). Verästelte Zellen, die in der Tiefe zwischen den übrigen Epithelzellen liegen und deren faserförmige Fortsätze als Nervenfasern mit den Nervenfortsätzen anderer Nervenzellen und mit den Sinneszellen und motorischen Zellen in Verbindung stehen.

6) Indifferente kleine Regenerationszellen (interstitielle Zellen, Neoblasten) (Fig. 81, *2*) liegen überall zwischen den Epithelzellen an der Basis (in der Tiefe) des Epithels. Das durch ihre Vermehrung durch Teilung entstehende Zellenmaterial liefert die

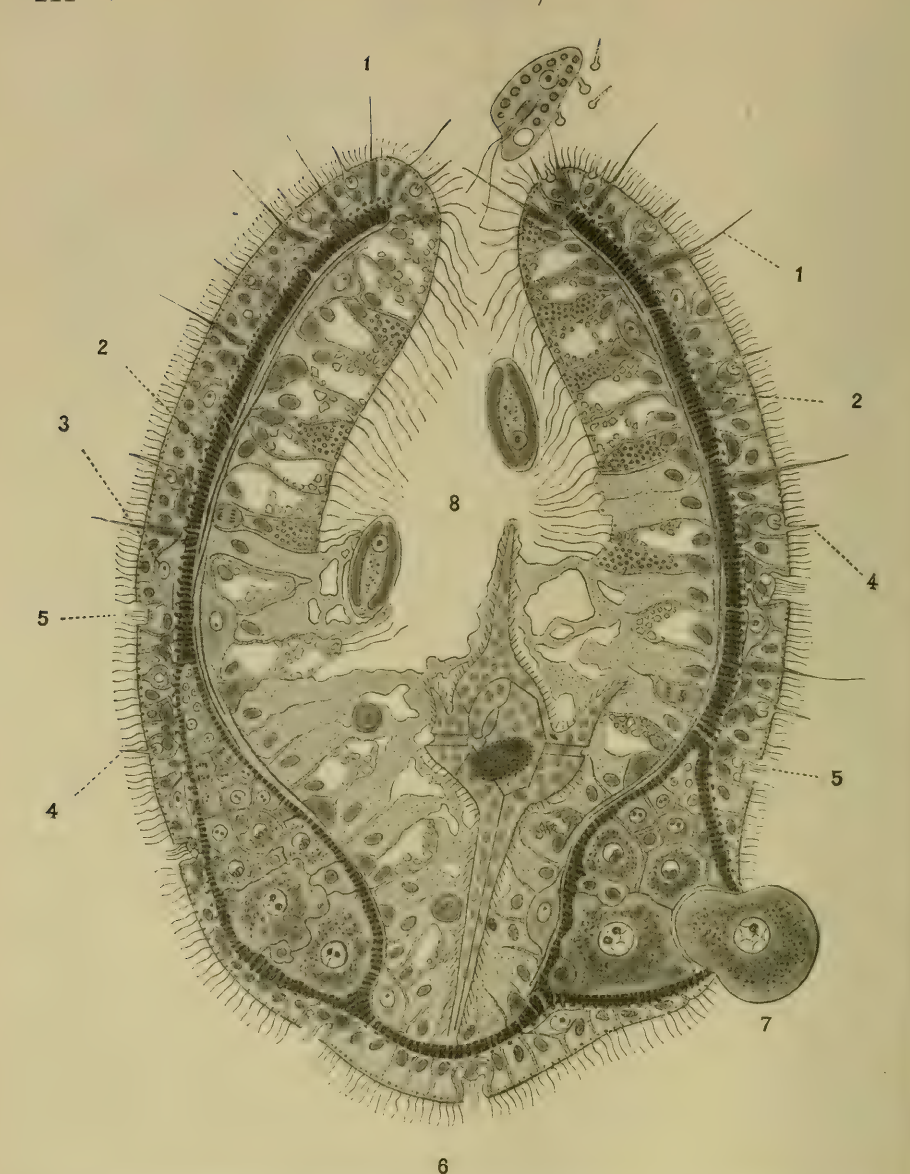


Fig. 81. Schematische Darstellung eines hypothetischen, niederen, dreischichtigen Metazoenorganismus auf der Gastraeastufe. Für die Erklärung sei hauptsächlich auf den Text verwiesen. Unmittelbar vor dem Munde eine chilomonasähnliche Flagellate, im Begriffe, in die Darmhöhle (*8*) eingeführt zu werden. In der Nähe entladene Giftbläschen. *1* Sinneshaare (Sensillen) auf Sinneszellen, *2* interstitielle (regenerative) Zellen (Neoblasten) in der Tiefe des Körperepithels, *3* Ganglienzellen, *4* Giftzellen mit ihrem Cnidocil (Cnidosensille), *5* Exkretionswimperzellen, *6* hinterer (aboraler) Körperpol, *7* aus dem Ovarium nach außen heraustretendes Ei, *8* Darmhöhle mit aufgenommener Nahrung. Im Darmepithel, an dessen Basis Ersatzzellen (Neoblasten, interstitielle Zellen) und Ganglienzellen zu sehen sind, zeigen sich das Lumen begrenzende Körnerdrüsenzellen, Speichelzellen (mit großen Vakuolen) und phagocytäre Zellen mit Lobopodien. Im Hintergrunde des Darmes haben die Lobopodien einen größeren Nahrungskörper (eine ceratiumähnliche Dinoflagellate) umflossen und eingeschlossen. Schwarz: die auf eine Grenzmembran reduzierte, von Protoplasmafäden durchsetzte Kolonialgallerte. Original.

Elemente zum eventuellen Ersatz der verschiedenartigen absterbenden oder sonstwie abgehenden Körperepithelzellen: der motorischen Zellen, der Sinnes-, Nerven-, Giftdrüsen- und Exkretionszellen. Diese verschiedenen somatischen Zellen vermehren sich im normalen Verlaufe des Lebens nur im noch jugendlichen Zustand und liefern dann nur ihresgleichen. Sie haben aber eine umfassendere prospektive Potenz. Komplexe solcher somatischer Zellen können unter besonderen anormalen Verhältnissen (z. B. wenn Defekte infolge schädigender Einflüsse zustande kommen) unter Verjüngungsserscheinungen zur Regeneration größerer Epithelstrecken führen.

Durch das hier in elementarer Weise angedeutete Prinzip der Spezialisierung in Verbindung mit dem eingeschränkten Regenerationsvermögen wird zugleich auch das Prinzip der sogenannten Spezifizität der Gewebe (besser idiogenetisches Bildungsvermögen, Maas), das besonders in der pathologischen Anatomie eine große Rolle spielt, erläutert. Die Lehre von der Spezifizität der Gewebe sagt, daß aus einer Gewebsform nur wieder dieselbe Gewebsform, aus Muskulatur

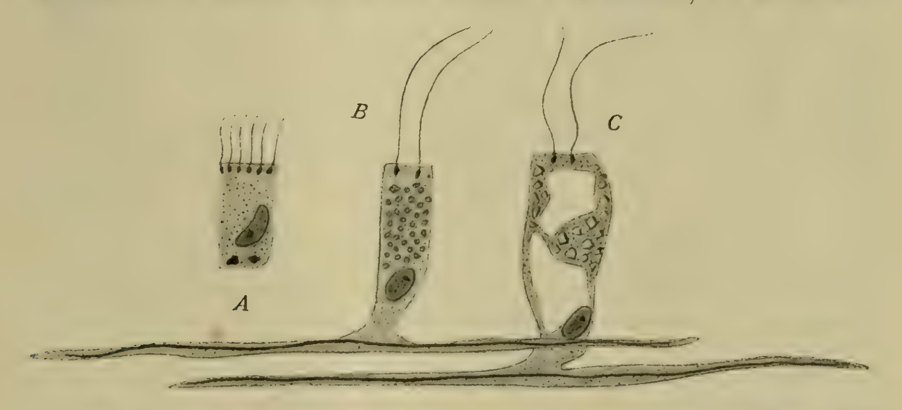


Fig. 82. Details zu der Fig. 81. A Bewimperte Körperepithelmuskelzelle auf einem Längsschnitt durch den Körper. Im basalen Teil unter dem Kern zwei querdurchschnittene zirkuläre Myofibrillen. B Eine Körnerdrüsenzelle des Darmepithels auf einem Längsschnitt durch den Körper. Im Cytoplasma Sekretkörner. An der Basis ein Längsmuskelfortsatz mit Myofibrille (schwarz) im Innern. C Eine Speicherzelle des Darmepithels mit großen Vakuolen und Eiweißkörnchen im Cytoplasma, sonst wie B. Original.

nur Muskulatur, aus Epithel nur Epithel, aus Knorpel nur Knorpel etc. hervorgehen kann.

B. Das innere Darmepithel. Hier hat sich ebenfalls eine Arbeitsteilung zwischen den Elementen (den Ernährungszellen) vollzogen. Wir nehmen an, daß, abgesehen von den auch hier vorhandenen basalen Regenerations- und den Ganglienzellen, drei verschiedene Elemente entstanden sind, nämlich:

1) Drüsenzellen (Fig. 82 B). Diese finden sich besonders häufig im vorderen Bezirke des Darmepithels. Es sind eher schlanke Zellen, welche gegen das Darmlumen zu ein oder zwei Geißelhaare tragen und an ihrer der Grenzlamelle zugekehrten Basis einen Muskelfortsatz besitzen, welcher in der Längsrichtung des Körpers verläuft. Ihr Cytoplasma ist dicht erfüllt von abgesonderten Körnchen oder Tröpfchen eines verdauenden Sekretes, welches, nach Eintritt von Nahrung durch den Mund, in den Gastral-

raum entleert, diese einer vorläufigen Zersetzung und beginnenden Auflösung unterwirft.

2) Die Freßzellen oder phagocytären Zellen. Ihre dem Darmlumen zugekehrte Oberfläche ist imstande, amöboide Fortsätze (Lobopodien) zu bilden, durch welche sie die durch den Mund in die Darmhöhle aufgenommenen Nahrungspartikel, welche durch das Sekret der Drüsenzellen einer vorläufigen Verdauung unterworfen wurden, einschließen und der intracellulären Verdauung unterziehen (Phagocytose). Solche Zellen finden sich vornehmlich im mittleren und hinteren Darmabschnitt. An der Einschließung größerer Bissen beteiligen sich — nach Art der Freßgesellschaften oder Cönobien der Protozoen (s. Bd. I) — mehrere benachbarte Zellen, oder ganze Darmepithelstrecken, z. B. die gegenüberliegenden Wände eines Darmabschnittes. Einzelne Zellen können sich gänzlich aus dem Epithelverband loslösen, in das Darmlumen vortreten und sich nachträglich wieder einreihen. Bei der intracellulären Nahrungsaufnahme wird das vom Protoplasma abgesonderte Verdauungssekret im Inneren der Zelle zurückbehalten, es bespült das im Inneren des Zelleibes liegende Nahrungskörperchen, das so in eine Verdauungsvakuole zu liegen kommt. Bei größeren Nahrungskörperchen sondert das Protoplasma mehrerer Zellen oder ganzer Epithelstrecken Verdauungssekrete ab. Liegt dabei die Nahrung zwischen den amöboiden Fortsätzen gegenüberliegender Darmepithelwände, liegt es mithin inter- oder extracellulär, so liegt auch das um ihn abgeschiedene Verdauungssekret inter- oder extracellulär. Lassen wir in diesem Falle bei Fortbestand der sekretorischen Funktion die amöboide Beweglichkeit des Protoplasmas der Verdauungszellen sich reduzieren und schließlich vollständig verschwinden, so erhalten wir eine weitere Kategorie von verdauenden Drüsenzellen, welche ihr Sekret in die Darmhöhle ergießen, in welcher die vorläufig zersetzte und aufgelöste Nahrung vollends verdaut wird. Auch die phagocytären Darmepithelzellen können an ihrer Basis Längsmuskelfortsätze besitzen und an ihrer freien, dem Darmlumen zugekehrten Oberfläche während der Perioden des Fastens oder Hungerns die Lobopodien durch Geißelhaare ersetzen.

3) Die Speicherzellen (Fig. 82 C) des Darmepithels bilden die dritte Kategorie von Darmepithelzellen. Es sind große Zellen mit einer, zwei oder mehreren großen Saftvakuolen. Sie finden sich überall in großer Zahl zwischen den Drüsen- und Freßzellen zerstreut. Ihre an das Darmlumen angrenzende Oberfläche trägt ein oder zwei lange, bewegliche Geißelhaare (Flagellen). Im Plasma des Zelleibes finden sich verschiedene Einschlüsse, vor allem Eiweißkörner, welche die aufgespeicherte, resorbierte Eiweißnahrung darstellen, ferner Fettkügelchen usw., Materialien, die dazu bestimmt sind, in Zeiten des Fastens oder Hungerns aufgebraucht zu werden. Jede solche Zelle besitzt ferner an ihrer der Grenzlamelle zugekehrten Basis ebenfalls einen in der Längsrichtung des Körpers verlaufenden langen Muskelfortsatz, in dessen Achse eine oder mehrere Fibrillen kontraktiler Substanz differenziert sind. Wenn wir uns nun beispielsweise die Arbeitsteilung zwischen solchen Speicherzellen weiter vorgeschritten denken, so können wir uns die Sache leicht schematisch so vorstellen, daß von je drei solchen Zellen, welche Geißel-, Muskel- und Reservenahrungs-

zellen zugleich sind, eine zu einer reinen Geißelzelle, eine zweite zu einer reinen Speicherzelle und eine dritte zu einer bloßen Epithelmuskelzelle wird.

Zwischen den Epithelzellen, an der Basis des Darmepithels, finden sich indifferente, kleine Zellen überall zerstreut, die Regenerationszellen (Neoblasten) des Darmepithels.

C. Das Gonadengewebe. Durch ihr verschiedenes Schicksal unterscheiden sich zwei Sorten von anfänglich, wenigstens scheinbar, gleichartigen und gleichbeanlagten Geschlechtszellen oder Gonocyten: abortive und evolutive. Nicht alle Geschlechtszellen wachsen und reifen zu befruchtungsfähigen Gameten heran, sondern nur relativ wenige, aus diesen oder jenen Gründen bevorzugte. Diese gewinnen die Oberhand über die schwächeren, mehr oder weniger defekten. Die letzteren dienen dann als abortive Gonocyten den ersteren zur Nahrung, sei es daß sie zerfallen und daß erst ihre Zerfallsprodukte von den evolutiven Gonocyten verdaut und assimiliert, sei es, daß sie von diesen direkt auf phagocytärem Wege bewältigt werden.

Indem so die abortiven Gonocyten früher oder später zugrunde gehen und bloß zur Ernährung der reifenden Geschlechtszellen dienen, bilden sie einen neuen Zuwachs zum somatischen Zellenmaterial. Eine Bereicherung des Soma vom Gonadengewebe aus geschieht sodann noch wiederholt in den aufsteigenden Entwickelungsreihen der Metazoen.

Es gibt auch Fälle, wo das Abortivwerden von Eiern erst nach erfolgter Befruchtung eintritt, Fälle, wo z. B. mehrere befruchtete Eier von einer gemeinsamen Eischale umhüllt werden. Alle Eier fangen dann an, sich zu entwickeln, aber von Zeit zu Zeit bleiben einzelne zurück, zerfallen und dienen den wenigen Embryonen, die schließlich noch übrigbleiben und ausschlüpfen, zur Ernährung. Wir können den Fall der Bildung von Abortivzellen in der Gonade als die gleiche Erscheinung betrachten, die aber schon sehr frühzeitig eintritt.

Es ist überaus lehrreich, zum Vergleich einen Fall herbeizuziehen, den man auf einer oberen Stufe der Metazoenorganisation beobachten kann. Bei unserem gewöhnlichen, lebendig gebärenden, schwarzen Alpensalamander (Salamandra atra) treten bei der Ovulation ziemlich zahlreiche, vielleicht durchschnittlich ca. 30 Eier aus dem Ovarium in den Eileiter (wo sie mit einer Eiweißhülle umgeben werden) und nachher in den Fruchtbehälter (Uterus) der betreffenden Körperseite über. Diese Eier scheinen normalerweise alle befruchtet zu werden. Die meisten von ihnen aber entwickeln sich nicht oder bringen es nicht über frühe Entwickelungsstadien hinaus. Ihr Dotter zerfließt zu einer großen zähflüssigen, gelbweißen Masse, dem Dotterbrei. In jedem Uterus entwickelt sich bloß ein einziges bevorzugtes Ei auf Kosten des Dotterbreies (also der zusammengeflossenen Abortiveier) und der durch die Uteruswand diffundierenden Nahrung zu einer wohlgestalteten, lebenskräftigen Larve. Der aus diesem evolutiven Ei hervorgehende Hauptembryo bewältigt den Dotterbrei, a) indem er ihn direkt verschluckt, b) indem seine mächtigen gefiederten Kiemen in ihn eintauchen und ihn wahrscheinlich in gelöster Form resorbieren, wie Darmzotten die gelöste Nahrung (Schwalbe 1896). Gelegentlich entwickelt sich noch ein zweites oder ein drittes Ei eine beträchtliche Strecke weiter und wird zu

einem Embryo, der aber mißgestaltet, lebensunfähig ist und frühzeitig abstirbt.

Ueber den Zusammenhang der polymorphen Zellen der Gastraea untereinander machen wir uns folgende Vorstellung: Alle benachbarten Zellen stehen im ganzen Körper miteinander durch kurze feine Fortsätze des Protoplasmas in Verbindung. Solche Fortsätze verbinden auch die Zellen des Körperepithels mit den benachbarten Zellen des Darmepithels durch die zwischengelagerte Grenzlamelle (Gallerte) hindurch und die Elemente des Gonadengewebes mit den benachbarten somatischen Elementen. Diese Fortsätze haben das primitive Vermögen des Protoplasmas, Erregungen weiterzuleiten, beibehalten, und sie sind auch die Wege, auf denen gelöste Nahrung, geformte Reservenährstoffe, Körpersäfte und Exkrete fortgeführt werden. Sie sind die vom Darmepithel ausgehenden Verproviantierungsstraßen für die Gonade und für das Körperepithel. Auf diesen Wegen werden ferner das in den Darm hineintretende und von den Darmepithelzellen aufgenommene Wasser, sowie die überall entstehenden Exkrete den Exkretionszellen des Körperepithels zugeführt, in ihren pulsierenden Vakuolen gesammelt und durch sie periodisch nach außen entleert.

Ein Teil der Zellverbindungen aber hat sich spezialisiert. Wie sich in den Muskelfortsätzen der Zellen ein Teil des Protoplasmas in Fasern kontraktiler Substanz (Myofibrillen) umwandelt, die sich nur in der Längsrichtung, aber in dieser viel energischer als das unspezialisierte, undifferenzierte Protoplasma, kontrahieren, so verwandelt sich ein Teil des Protoplasmas gewisser Zellverbindungen in Fäden einer spezifischen Plasmasubstanz, welche Reize, Erregungen viel leichter und rascher als die gewöhnlichen Zellverbindungen fortleitet, welche also gewissermaßen besser gebahnt sind, in welchen die Reizfortpflanzung geringeren Hemmungen begegnet. Diese spezifischen Zellverbindungen, welche die basalen Teile von Epithelzellen miteinander verbinden, nennen wir Nervenfortsätze oder Nervenfasern, die in ihnen differenzierten Fäden leicht leitender Substanz Nervenfibrillen oder Neurofibrillen. Durch solche Nervenfasern sind die Sinneszellen mit den Ganglienzellen, die Ganglienzellen mit den Epithelmuskelzellen und Drüsenzellen und die Ganglienzellen untereinander verbunden. Die Nervenfasern, welche die Sinneszellen mit den Ganglienzellen verbinden, nennen wir zentripetale sensible oder rezeptorische Nervenfasern, diejenigen, welche die Ganglienzellen mit den Drüsen- oder Epithelmuskelzellen, sogenannten Erfolgsorganen, verbinden, nennen wir zentrifugale oder effektorische; speziell die zu den Muskeln verlaufenden, motorische Nervenfasern. Dabei werden die Ganglienzellen als die zentralen Elemente dieses ganzen Beziehungs- oder Verbindungssystems, das wir Nervensystem nennen, betrachtet. Die Neurofibrillen treten durch eine rezeptorische Nervenfaser in eine Ganglienzelle ein und verlassen dieselbe, nachdem sie sich geteilt haben, wieder, um entweder in die Verbindungsnervenfasern oder in effektorische Nervenfasern einzutreten. In den Ganglienzellen anastomosieren sie mit anderen eintretenden Neurofibrillen. Die Nervenfasern sind demnach nur Bahnen, die Ganglienzellen nur Durchgangsstationen für die Neurofibrillen, die also gleichsam ein kontinuierliches System von Geleisen

bilden, auf denen sich die Erregungen fortbewegen. In analoger Weise zieht ja auch die Muskelfibrille im Muskelfortsatz kontinuierlich durch die Basis des Zelleibes der Muskelzelle hindurch.

Alle Reize, die auf eine Zelle einwirken, werden durch die gewöhnlichen Protoplasmaverbindungen langsam weitergeleitet, erlöschen aber in kurzer Entfernung. Die Neurofibrillen hingegen leiten rasch und weit. Wird eine Erregung durch eine zentrifugale, effektorische Nervenfibrille auf die kontraktile Fibrille einer Muskelzelle übertragen, wobei die Neurofibrille sich durch den Zelleib der Epithelmuskelzelle den Weg bis zur basalen Myofibrille bahnt, so antwortet die letztere durch Kontraktion, während in demselben Falle eine Drüsenzelle durch vermehrte sekretorische Tätigkeit reagiert, immer unter der Voraussetzung genügender Reizstärke. Die Verbindung der Ganglienzellen untereinander dient dazu, einen lokalen Reiz (der auf eine einzige Sinneszelle oder eine lokale Gruppe von Sinneszellen einwirkt), auf eine größere Zahl reagierender effektorischer Elemente, z. B. auf alle Muskelzellen des Körperepithels, auszubreiten.

Ein primitives Nervensystem, wie das geschilderte, nennt man ein diffuses Nervensystem. In ihm bilden die Nerven- oder Ganglienzellen ein Netz oder einen Plexus.

Unsere Darstellung des Baues und der Lebensverrichtungen des Gastraeakörpers wollen wir durch folgende Erläuterungen ergänzen.

Die gallertige Grenzmembran hat einen genügenden Grad von Konsistenz, um dem Gesamtkörper die bestimmte Form zu geben. Sie bildet die Grund- und Unterlage, in welcher das Gonadengewebe enthalten ist und auf welcher die Epithelien ruhen. Zweitens hat sie einen genügenden Grad von Elastizität, um dem Körper nach erfolgter Deformation infolge von Druck (z. B. Muskeldruck) oder Zug wieder die normale Gestalt zurückzugeben, wenn die komprimierende oder ausdehnende Ursache aufhört.

Die Kontraktion der Muskelfaserschichten des Körpers. Bei simultaner Kontraktion der äußeren Ringmuskelschicht[1]) streckt sich der Körper unter gleichmäßiger Verkleinerung des Querschnittes gleichmäßig in die Länge. Bei simultaner Kontraktion der Längsmuskelschicht verkürzt er sich unter Vergrößerung des Querschnittes.

Läuft eine in den beiden Muskelschichten alternierende Kontraktionswelle von dem einen Körperpole zum andern, so kommt dadurch jene Bewegung zustande, die man als die metabolische, wurmförmige oder peristaltische bezeichnet. Die Bewegungswelle kann von vorn nach hinten oder von hinten nach vorn verlaufen. Mit Bezug auf die Außenwelt erscheint sie als metabolische oder wurmförmige, mit Bezug auf den Darminhalt als peristaltische oder antiperistaltische Bewegung. Die Antiperistaltik würde eine Entleerung des Darminhaltes durch den Mund, die Peristaltik eine Verschiebung desselben nach hinten, und da der Darm blind geschlossen ist, ein abwechselndes Sich-Stauen und Wiederzurückströmen des Darminhalts und dabei eine Vermischung und Knetung desselben hervorrufen. Es ist nützlich, sich zu vergegenwärtigen, welches

1) Bei der Gattung Hydra (dem Süßwasserpolypen) liegt die Ringfaserschicht innen (an der Basis des Darmepithels) und die Längsfaserschicht außen (an der Basis des Körperepithels).

die Folgen einer solchen metabolischen Bewegung an einem auf fester Unterlage liegenden Körper sein würden. Eine genügende Reibung des Körpers gegen die Unterlage vorausgesetzt, würde eine von vorn nach hinten verlaufende Kontraktionswelle den Körper nach vorn von der Stelle bewegen, wie bei einem dahinkriechenden Regenwurm und umgekehrt.

Die Rolle der Geißelhaare am Darmepithel der Gastraea. Wir nehmen an, diese Organellen seien vorn, in der Nähe des Mundes, besonders zahlreich, und wir wollen uns vorstellen, daß sie eine darmwärts gerichtete Wasserströmung unterhalten, die vornehmlich zur Einfuhr von Nahrungspartikelchen dient. Das sich im Darm stauende und von den Verdauungszellen aufgenommene Wasser wird durch die Exkretionszellen des Körperepithels, gelegentlich auch unter Kontraktionen der Körpermuskelschichten durch den Mund, wieder nach außen abgeschieden.

Gasaustausch zum Zwecke der Atmung findet an der ganzen äußeren und inneren Oberfläche des Körpers statt.

Wer sich der vorstehenden Hypothese über die Organisation und Lebensverrichtungen supponierter niederster Stammformen der Metazoen nicht anzuschließen vermag, wird ihr doch vielleicht den Wert einer möglichst einfachen und dabei möglichst erschöpfenden schematischen Darstellung der Verhältnisse niederer Metazoen, die sich auf ein großes Erfahrungsgebiet stützt, nicht ganz absprechen. Man wird sie in diesem Falle bloß als eine provisorische, aber vielleicht didaktisch nützliche und instruktive Grundlage für das Studium der Organisation der Metazoen betrachten.

E. Ontogenetische Entwickelung der Gastraea. Furchung und Keimblätterbildung. Beziehungen zur Phylogenie.

Wir können uns ohne Schwierigkeit vorstellen, daß ein Metazoenorganismus, ähnlich unserer hypothetischen Gastraea, in seiner individuellen (ontogenetischen) Entwickelung so zustande kommt, wie heutzutage noch die Protozoenkolonien bei vielen koloniebildenden Urtieren, z. B. Flagellaten, mit dem Unterschied jedoch, daß die fortgesetzten Teilungen von Protozoenindividuen, die zur Bildung einer Kolonie führen, im wesentlich qualitativ gleichhälftige sind, während die Zellteilungen bei der Entwickelung eines Metazoenorganismus früher oder später ungleiche Abkömmlinge liefern.

Die Bildung einer Protozoenkolonie geschieht, allgemein dargestellt, in folgender Weise. Es bilden sich Makrogameten (Eier) und Mikrogameten (Spermien). Die Makrogameten sind reichlicher ernährte, entdifferenzierte Individuen der Kolonie mit reduzierter Chromatinsubstanz. Entdifferenziert oder verjüngt nennen wir sie, weil an ihnen die spezifischen Protozoenorganellen (Bewegungsorganellen, Ernährungsorganellen usw.) rückgebildet sind. Der reduzierte Zustand ihrer chromatischen Substanz entspricht dem haploiden Zustande des Kernes eines reifen befruchtungsfähigen und befruchtungsbedürftigen Metazoeneies. — Die Mikrogameten entstehen

durch rasch fortgesetzte Teilung aus Zellindividuen der Kolonie und sind demzufolge sehr klein, aber zahlreich, nicht mit Reservestoffen belastet. Die lokomotorischen Organellen bilden sich an ihnen nicht zurück. Es erhält sich beispielsweise bei den flagellatenähnlichen Spermien das Flagellum. Auch die Mikrogameten enthalten reduzierte Chromatinsubstanz.

Dann tritt Konjugation (Befruchtung) ein. Eine Mikrogamete verschmilzt mit einer Makrogamete zu einer Zygote. Es verschmelzen dabei die beiden reduzierten Chromatinmassen zu einem neuen, mit Bezug auf das Chromatin vollwertigen Kerngebilde, dem diploiden Frischkern oder Synkaryon.

Die Zygote bildet die spezifischen Organellen der Art aus, zu der sie gehört (z. B. ein Flagellum, ein Cytostoma, eine pulsierende Vakuole usw.) und übt als aktives Protozoenindividuum alle vegetativen Lebensverrichtungen aus. Sie ernährt sich, assimiliert und wächst. Dann schreitet sie zur Fortpflanzung, d. h. zur Teilung, welche eine gleichhälftige ist. Dem Teilungsakt geht vielfach eine Entdifferenzierung voraus.

Die beiden Tochterindividuen bleiben beisammen. Ein jedes differenziert wieder die Zellorganellen. Es entsteht eine aus zwei Individuen bestehende aktive Protozoenkolonie. Die beiden Individuen ernähren sich, assimilieren und wachsen. Dann schreiten sie, indem sie sich verjüngen (entdifferenzieren), zur Fortpflanzung, d. h. zur Teilung, welche eine gleichhälftige ist. Die vier Enkelindividuen bleiben beisammen und bilden, indem ein jedes wieder die spezifische Protozoenorganisation ausbildet, eine viergliederige Protozoenkolonie.

Die Vorgänge fahren fort, diesen Verlauf zu nehmen. Durch fortgesetzte Teilungen, während welcher die Individuen entdifferenziert sind, entstehen 8-, 16-, 32-gliederige Protozoenkolonien usw. Gewisse Teilungen liefern Zellindividuen, die in das Innere der Kolonie hineingeraten, sich vorläufig nicht differenzieren, aber fortfahren, sich zu teilen. Es sind die Keimzellen.

Völlig zwanglos können wir uns die einzelnen Stadien einer solchen ontogenetischen Entwickelung unverändert als Etappen in der phylogenetischen Entwickelung vorstellen. Nur hätten wir uns zu denken, daß in der Erdgeschichte jedes Stadium durch unzählige, sich wiederholende und immer wieder auf den Ausgangspunkt, die Zygote, zurückkehrende Generationen vertreten war.

Eine solche Entwickelungsweise, bei der jedes Stadium wieder auf die Vorfahrenform einer aktiven Protozoenkolonie bzw. eines einfachen Metazoenorganismus zurückkehrt, welcher durch selbständigen Nahrungserwerb sich immer erst wieder die Möglichkeit schaffen muß, sich durch Teilung seiner Zellelemente auf das nächstfolgende Stadium zu erheben, wäre aber eine äußerst langsame und gefährdete. Wir müssen uns deshalb vorstellen, daß sich die individuelle Entwickelung, im Laufe der phyletischen Evolution fortschreitend verkürzte und direkter gestaltete. Wenn, was wir ja von vornherein annehmen müssen, die Organisation auf jeder neuen Stufe der phyletischen Entwickelung eine den habituellen, „normalen“ Durchschnittsverhältnissen besser angepaßte war, so war jede solche Verkürzung in der onto-

genetischen Entwickelung, die möglichst direkte Erreichung des bestangepaßten erwachsenen Zustandes, ein nützlicher Fortschritt. Dieser wurde dadurch erreicht und ermöglicht, daß die erwachsenen Formen ihre weiblichen Gameten mit immer mehr Reservenahrung in Form von Nahrungsdotter ausstatteten. Dann brauchte die Zygote sich nicht mehr zu der Vorfahrenform eines aktiven Protozoon zu differenzieren, um sich nachher zwecks Teilung wieder zu verjüngen. Die Zygote blieb entdifferenziert und stellte von diesem Augenblicke an nur das erste Entwickelungsstadium, das unbefruchtete Ei dar. Je mehr der erwachsene Organismus seine Eier mit Nahrungsdotter auszurüsten vermochte, um so weniger dringend wurde während der individuellen Entwickelung die Ausbildung eines aktiven, sich selbständig ernährenden Stadiums. Die beiden Tochterzellen, die vier Enkelzellen, die acht Urenkelzellen usw. der Zygote (des befruchteten Eies) differenzierten sich nicht mehr zu zwei-, vier-, acht- usw. gliederigen aktiven Protozoenkolonien, sondern wurden zu bloßen Durchgangsstadien der Entwickelung. Die ursprünglichen Protozoenindividuen dieser Stadien wurden zu Furchungszellen oder Blastomeren. Die Bildung der zwei-, vier-, acht-, sechzehn-gliederigen Protozoenkolonien, die sich bei jedem Teilungsschritt ihrer Glieder verjüngten, wurde zum Furchungsprozeß, bei dem weder von einer Organellendifferenzierung noch von einer Entdifferenzierung der Zellindividuen die Rede ist. Dehnte sich dieser Prozeß der Abkürzung der Ontogenie immer weiter aus, so nahm auch die Blastaea den Charakter eines bloßen Durchgangsstadiums an; sie wurde zur Blastula, zu einer „Keimblase", deren sich nicht differenzierende Wandzellen eine Keimschicht, das Blastoderm, bilden, wobei die Kolonialgallerte nicht mehr zur Ausbildung gelangt und der Binnenraum der Coeloblastula, die nunmehrige Furchungshöhle, mit Wasser erfüllt ist. Die einfachste Form einer solchen Furchung und Blastodermbildung, die tatsächlich bei Metazoen beobachtet wird, ist die totale, äquale Furchung homolecithaler Eier, wie sie beispielsweise durch die erste Entwickelung einer Holothurie (Synapta digitata) nach Selenka in fast schematischer Weise illustriert wird (Fig. 83 u. 84). (Beim homolecithalen Ei dieser Form ist der in mäßiger Menge im kugeligen Ei enthaltene Nahrungsdotter gleichmäßig im ganzen Cytoplasma verteilt. Das Ei und seine Deszendenten, die Blastomeren, teilen sich immer total in je zwei gleichgroße Tochterzellen.)

Unter den Blastomeren zeichnen sich einzelne, mit stets uneingeschränkter prospektiver Potenz behaftete, durch besondere Eigentümlichkeiten aus. Sie verlagern sich in die Furchungshöhle und stellen die Keimzellen der Blastaea dar. Vorläufig bleiben sie ungeteilt oder sie vermehren sich nur wenig. Sie werden in der Embryologie der Metazoen auch als Urgeschlechtszellen bezeichnet, und man hebt ihre vielfach beobachtete frühzeitige Sonderung von dem übrigen embryonalen Zellenmaterial, die wir durch einige Figuren (Fig. 87 u. 88) belegen wollen, besonders hervor. Schließlich wurden auch, mit zunehmender Bereicherung der Eier mit Reservenahrung (Nahrungsdotter), die supponierten phylogenetischen Zwischenstadien von der Blastaea zur dreischichtigen Gastraea in der ontogenetischen Entwickelung nicht mehr aktiv, sondern zu bloßen ontogenetischen Durchgangsstadien. Doch die phylogenetischen Etappen wiederholen sich immer noch in

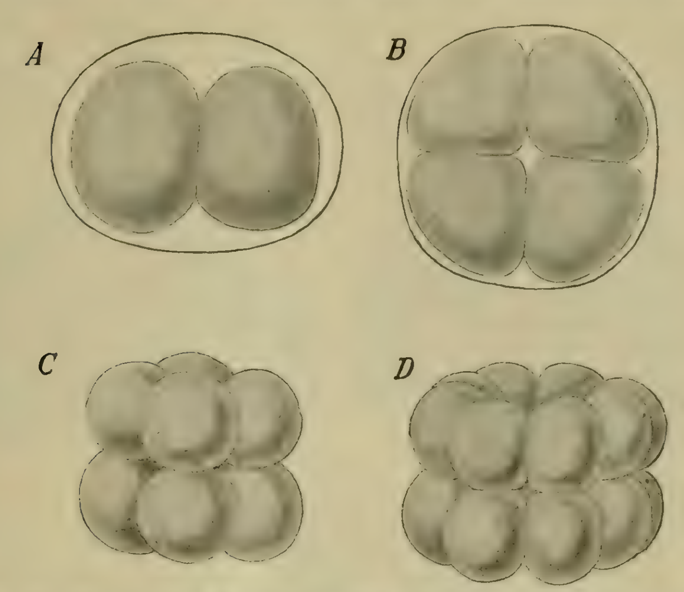


Fig. 83. Furchung von **Synapta digitata**. Nach SELENKA aus KORSCHELT und HEIDER. A Zwei-Blastomerenstadium, Seitenansicht. B Vier-Blastomerenstadium, Polansicht. C Acht-Blastomerenstadium, Seitenansicht. D Sechzehn-Blastomerenstadium, Seitenansicht.

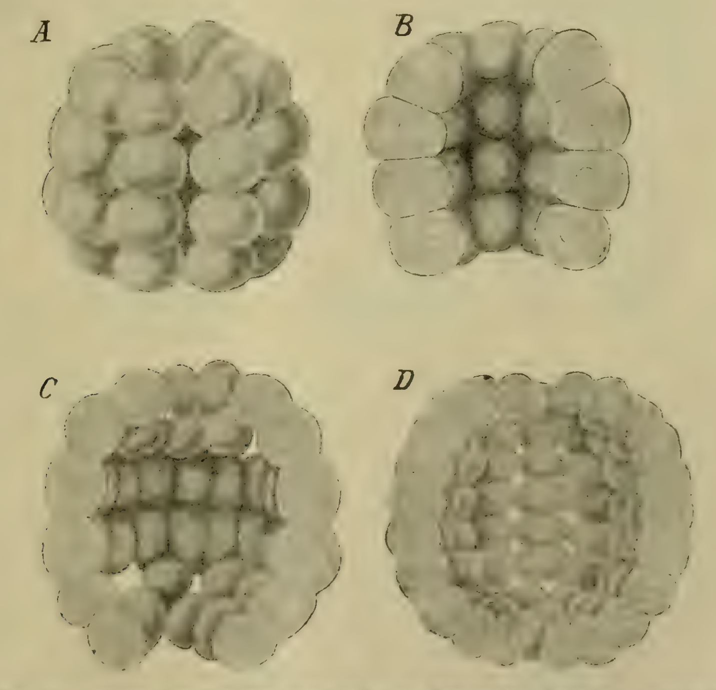


Fig. 84. Spätere Stadien der Furchung von **Synapta digitata**. Nach SELENKA aus KORSCHELT und HEIDER. A Zweiunddreißig-Blastomerenstadium, Seitenansicht. B Dasselbe im Durchschnitt. C Vierundsechzig-Blastomerenstadium im Durchschnitt. D Durchschnitt durch das Hundertachtundzwanzig-Blastomerenstadium.

der Ontogenie: es plattet sich ein Pol, der Entodermpol (gewöhnlich als vegetativer bezeichnet) der Blastula ab, und dieser abgeplattete Teil des Blastoderms senkt sich, stülpt sich immer tiefer in das Blastocöl ein, bis er sich schließlich direkt an den nicht eingestülpten

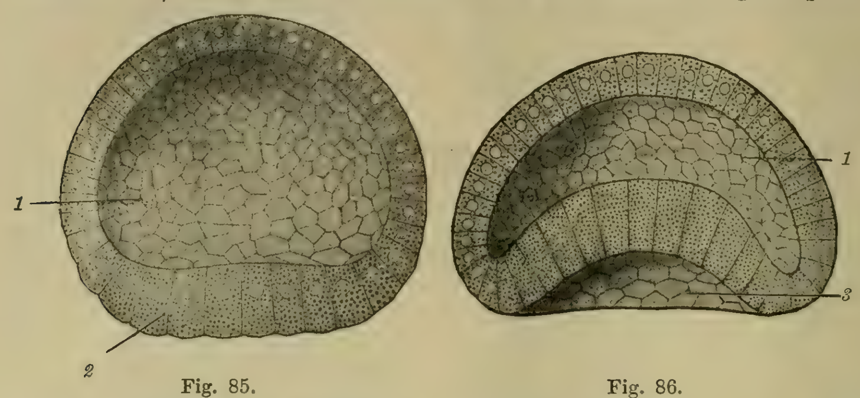


Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. Blastula von **Amphioxus** mit beginnender Abflachung an dem einen Pol (*2*). *1* Furchungshöhle = Blastocöl. Nach Hatschek aus O. Hertwig.

Fig. 86. Beginnende Einstülpung der Blastula von **Amphioxus**. Junges Gastrulastadium. *1* Furchungshöhle, *3* Urdarmhöhle. Nach Hatschek, aus O. Hertwig.

Teil des Blastoderms und die Gruppe der Urkeim- oder Urgeschlechtszellen von innen unter Schwund des Blastocöls anschmiegt. Dieser Vorgang heißt in der Ontogenie Invagination; der dreischichtige Keim, der dadurch entsteht und der die dreischichtige Stammform,

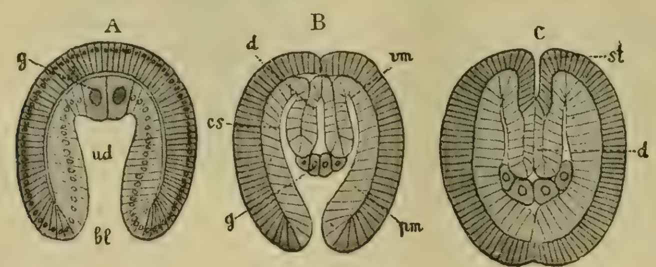


Fig. 87. A, B, C Drei frühe Entwickelungsstadien von **Sagitta**. Nach O. Hertwig. A Durch totale Invagination entstandene Gastrula, *bl* Blastoporus, *ud* Urdarmhöhle, *g* Urgeschlechtszellen, *vm* viscerales, *pm* parietales Blatt des Mesoderms, *d* Mitteldarmanlage, *cs* Cölomdivertikel = Mesodermdivertikel des Entoderms, *st* Stomodaeum (Schlundeinstülpung des Ectoderms).

die Gastraea, allerdings als bloßes Durchgangsstadium, repräsentiert, heißt Gastrula. Die nicht eingestülpte Schicht des (noch undifferenzierten) Blastoderms ist das äußere Keimblatt, besser die äußere Keimschicht (Ektoderm, Ektoblast). Die eingestülpte, noch undifferenzierte Wand des Blastoderms ist die innere Keimschicht, das innere Keimblatt (Entoderm, Entoblast). Beide Schichten haben den Charakter von Epithelien (Keimepithelien). Die Einstülpungshöhle ist die Urdarmhöhle (Archenteron), die Einstülpungsöffnung ist der Urmund (Prostoma, Blastoporus). Die Gruppe oder der Haufen von

Urkeimzellen (Fig. 88, *3*) liegt jetzt in mesodermaler Lage zwischen Ekto- und Entoderm.

Jetzt erst, am Schlusse der individuellen Entwickelung, hebt der Differenzierungsprozeß an, welcher die Gastrula (ein embryonales, undifferenziertes Durchgangsstadium) zur aktiven, sich selbständig ernährenden und bewegenden, geschlechtsreifen Gastraea gestaltet. Das Ektoderm wird zum äußeren Körperepithel, indem die meisten seiner indifferenten Zellen dadurch, daß sie die betreffenden

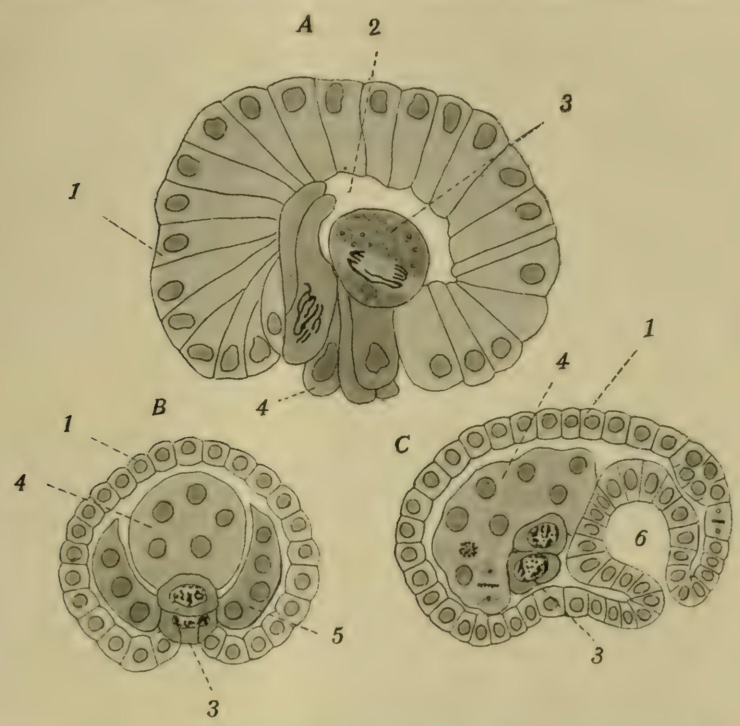


Fig. 88. A, B, C Frühzeitige Sonderung der Urgeschlechtszellen in der Ontogenie. *1* Ektoderm, *2* Furchungshöhle, *3* Urgeschlechtszellen, *4* Entoderm, *5* Mesoderm, *6* Stomodaeum. A Schnitt durch die junge Gastrula von **Cyclops brevicornis** Claus **(viridis** Jurine**)**. Nach Valentin Haecker, 1897. B Optischer Horizontalschnitt und C optischer Medianschnitt durch einen jungen Keim von **Ascaris megalocephala**. Der Keim steht ungefähr auf der Stufe einer älteren Gastrulalarve. Nach Theodor Boveri, 1899.

Organellen differenzieren, zu den verschiedenen Elementen der äußeren Körperschicht: Wimperzellen, Giftzellen, Sinneszellen, Ganglienzellen und Epithelmuskelzellen, werden. Eine Anzahl von Abkömmlingen der Ektodermzellen in basaler Lage behält den undifferenzierten Charakter bei. Es sind die interstitiellen Zellen (Regenerationszellen). In ähnlicher Weise differenzieren sich die Entodermzellen zu den verschiedenen, mit Geißeln ausgerüsteten Epithelmuskelzellen des Darmepithels, den Drüsen- und Speicherzellen und phagocytären Zellen. Die mesodermale Gruppe von Urkeimzellen wird zu einer Gonade, in der unter Teilungs- und Reifungserscheinungen Gameten entstehen.

Um eine Erscheinung schematisch zu erläutern, welche in der Entwickelungsmechanik eine wichtige Rolle spielt, wollen wir annehmen, daß sich beim ontogenetischen Uebergang vom Blastula- zum Gastrulastadium die prospektive Potenz der zwei Regionen des Blastoderms einschränkt. Auf den Furchungsstadien und vielleicht noch auf dem Blastulastadium besitzen alle Zellen eine uneingeschränkte prospektive Potenz. Diese uneingeschränkte Potenz behalten im weiteren Verlauf der Entwickelung nur die Urkeimzellen bei, bei den Zellen des Ektoderms beschränkt sich die prospektive Potenz (die sich in diesem Falle mit der prospektiven Bedeutung deckt) aller Zellen des Ektoderms darauf, gegebenenfalls, z. B. nach operativen Eingriffen, alle Elemente des Körperepithels wiederherzustellen, und diejenige aller Zellen des Entoderms auf die Neubildung eines differenzierten Darmepithels. Zur Herstellung beider geweblich differenzierter Körperschichten bedarf es der Beteiligung sowohl von Ekto- wie von Entodermzellen resp. ihrer sich als Interstitialzellen erhaltenden Aequivalente. Nur die Keimzellen haben die uneingeschränkte prospektive Potenz beibehalten. (Die Erfahrungen der Entwickelungsphysiologie scheinen zu lehren, daß sich die prospektive Potenz von Embryonalzellen resp. Komplexen von Embryonalzellen nicht mit ihrer prospektiven Bedeutung, siehe S. 131, zu decken braucht.)

Wenn sich wirklich die individuelle Entwickelungsgeschichte unserer supponierten niedersten Metazoen im Laufe der Erdgeschichte allmählich auf die beschriebene Art und Weise in dem Maße vereinfachte und verkürzte, als sich erdgeschichtlich die Organisation der Gastraea herausbildete, so wäre wenigstens in diesem allereinfachsten Falle das Verhältnis der Ontogenie zur Phylogenie (oder auch zu den Stufen des Systems) unserem Verständnis ein wenig näher gerückt. Dann wäre palingenetisch in der Ontogenie im Sinne Haeckels (d. h. eine Rekapitulation der Phylogenie) die Rückkehr auf das Einzellenstadium, die Rückkehr auf ein Zwei-, Vier-, Acht- usw. Zellenstadium; die Rückkehr auf ein Blastulastadium mit einziger oberflächlicher Zellenschicht und zentralen Keimzellen, der Invaginationsvorgang und die Entstehung des dreischichtigen Baues. Cänogenetisch, d. h. gegenüber den entsprechenden Vorfahrenzuständen verändert, wäre der undifferenzierte Zustand (das Fehlen der Organellen) bei allen Zellen aller Entwickelungsstadien, die vorläufig nicht eintretende Vermehrung der Urgeschlechtszellen und das Auftreten von reichlicherem Nahrungsdotter in der Zygote (dem Ei). Die Zygote selbst ist auch ihrem inneren Wesen, ihrer Beanlagung nach innerhalb des alten Vorfahrenrahmens der Zelle, inzwischen wirklich etwas anderes geworden. In der Vorfahrenreihe war sie nur ein einzelliges, zur Fortpflanzung durch Teilung befähigtes Protozoon. Die Erzeugung von zwei neuen selbständigen Protozoenindividuen war ihre ganze prospektive Bedeutung. Jetzt hat sich ihre prospektive Bedeutung derart verändert und bereichert, daß sie darin besteht, durch fortgesetzte gleich- und ungleichhälftige Teilung die Organisation einer Gastraea zu liefern. Und was vom Ei der Gastraea gilt, verglichen mit dem ursprünglichen einzelligen Protozoon, gilt in ähnlicher Weise für die darauffolgenden ontogenetischen Entwickelungsstadien.

F. Abweichende Hypothesen über den phylogenetischen Ursprung einer gemeinsamen Stammform der Metazoen.

Unsere eigenen, im vorstehenden entwickelten Ausführungen über die mögliche phylogenetische Ausbildung einer primitiven Metazoenorganisation sind im wesentlichen nur eine modernere Ausgestaltung der grundlegenden Gastraeatheorie, die HAECKEL (1872, 1874, 1875, 1877) begründet hat.

Wie nicht anders zu erwarten, haben andere Forscher, geleitet von einem ähnlichen, wohlberechtigten Bestreben nach synthetischer Ordnung und Zusammenfassung der empirischen Tatsachen der Biologie vom deszendenztheoretischen Standpunkte aus, mehr oder minder stark abweichende Hypothesen aufgestellt. Wir wollen nur über drei von ihnen berichten, die uns als die wichtigsten erscheinen und halten uns dabei nicht an die chronologische Reihenfolge.

Die neueste Hypothese ist die Archigastrula-Hypothese, die in dem vortrefflichen, in theoretischen Fragen übrigens äußerst vorsichtigen und zurückhaltenden „Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Tiere“ von KORSCHELT und HEIDER (Allg. Teil, 4. Lieferung, 1910) zu begründen versucht wird. Diese Hypothese entfernt sich insofern am wenigsten weit von der von uns vorgetragenen, als sie ebenfalls im Sinne HAECKELS eine der Invaginationsgastrula entsprechende „Archigastrula“ als Stammform annimmt. Aus einer ursprünglich gleichmäßig nach allen Richtungen rotierenden, kugelförmigen, Volvox-ähnlichen Protozoenkolonie wurde eine Form mit bestimmter Bewegungsrichtung. Wie ernährte sich dieselbe? „Anfangs wahrscheinlich durch Aufnahme kleinster Nahrungspartikelchen und durch intracelluläre Verdauung, an der sich zunächst sämtliche Zellen der Kolonie in gleicher Weise beteiligten. Als aber eine Hauptachse als die Bewegungsrichtung bestimmend in Funktion trat, sahen sich die Zellen nach ihrer Lage zu den Polen dieser Hauptachse bezüglich der Nahrungsaufnahme unter verschiedenen Bedingungen. Läßt man eine derartige Larvenform in Seewasser schwimmen, in welchem Karminkörnchen suspendiert sind (wir verwendeten hierzu vor Jahren die Larve von Oscarella — es ist dies ein Schwamm —) so bemerkt man Folgendes. Daß die Karminkörnchen von den Zellen der Larve aufgenommen wurden, war nie zu bemerken; die Oscarella-Larve scheint in dem blastosphaera-ähnlichen Stadium noch nicht Nahrung aufzunehmen. Aber es zeigte sich, daß die Karminkörnchen in der Nähe des vorderen Poles durch die Strömungen im Wasser weggeschleudert wurden. An den hinteren Pol wurden sie dagegen durch den bei der Vorwärtsbewegung der Larve erzeugten Rückstoß des Wassers herangedrängt. Hier ist sonach die Stelle gegeben, welche für die Nahrungsaufnahme am günstigsten sein mußte. Wenn sich an dieser Stelle eine Abflachung entwickelte, so wurde der tote Raum, in welchem sich Nahrungspartikel ansammeln konnten, vergrößert. Noch günstiger mußte es aber sein, wenn sich eine, wenn auch nur flache Einbuchtung ausbildete. Daß die später eintretende weitere Vertiefung von Vorteil sein mußte, ist zuzugeben. Hier handelt es sich um die mit der ersten auftretenden Abflachung oder schwachen Einbuchtung verbundenen Vorteile. Diese Anfänge des Urdarms waren ein Fangraum für Nahrungspartikelchen.“

Unsere eigene, oben dargelegte Suggestion unterscheidet sich von der Idee von KORSCHELT und HEIDER, die zweifellos vieles für sich hat, vornehmlich dadurch, daß wir den vorderen Pol der Blastaea als den sich invaginierenden Nahrungspol annehmen. Wir berufen uns dabei auf die analoge Erscheinung bei freischwimmenden Flagellaten und heterotrichen Infusorien, bei denen ebenfalls der vordere Pol der Nahrungspol ist und bei denen die lokomotorischen Organellen zugleich nutritorische sind, indem sie die Nahrungspartikelchen in das entweder genau am vorderen Pole oder etwas asymmetrisch daneben liegende Cytostoma hineinstrudeln. (Man vergleiche die Abbildungen von Monadinen mit vorderständigem Flagellum und Cytopharynx sowie diejenigen von holotrichen Infusorien mit Cytostoma und Cytopharynx am vorderen Körperpole im ersten Bande dieses Handbuchs.) Was für diese einzelnen Protozoenindividuen Gültigkeit hat, darf doch wohl auch für eine ganze vorderständige Gruppe von Protozoenindividuen als gültig angenommen werden. Bei den Larven, die sich vermittels der Cilien und Flagellen nur bewegen, aber keine Nahrung aufnehmen, werden im Wasser suspendierte Fremdpartikelchen selbstverständlich an der Oberfläche des Körpers vorbei nach hinten gestrudelt.

BÜTSCHLIS Placulatheorie (1884) geht nicht von einer kugeligen, sondern einer tafelförmigen einschichtigen Kolonie aus, wie sie bei Flagellaten, z. B. Gonium, vorkommt. Sie nimmt an, „daß eine solche Urform zunächst durch Querteilung ihrer Zellen zweischichtig wurde (Fig. 89 A—C) und daß die eine der so gebildeten Zelllagen sich zur ernährenden, die andere zur schützenden und bewegenden differenzierte. Ein ähnliches plattenartiges

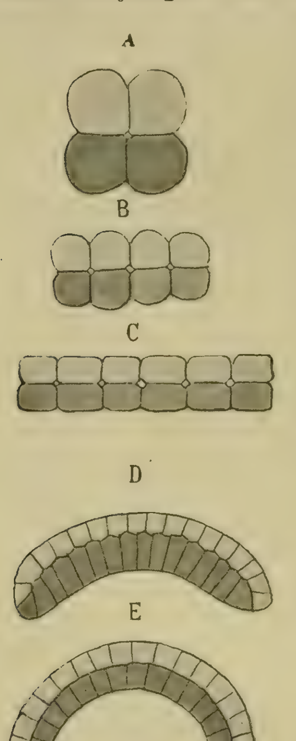


Fig. 89. A—E. Schematische Darstellung der Entstehung einer gastraeaartigen Urform aus einer Protozoenkolonie nach den Ideen von O. BÜTSCHLI, 1884. A, B, C Vom Acht-Blastomerenstadium (A) bis zur zweischichtigen Platte (Placula). D, E Einkrümmung der zweischichtigen plattenförmigen Kolonie zur Gastraea. Die helleren Zellen liefern oder bilden das Ektoderm, die dunkler gehaltenen das Entoderm.

Stadium kann vorübergehend in der Ontogenese einzelner Metazoengruppen (bei gewissen Nematoden, Oligochäten, Ascidien) auftreten. „Wenn nun eine derart gebaute, zweischichtige, plattenartige Form sich so bewegte, daß die ernährende Zelllage gegen den Boden gerichtet war und hier ihre Nahrung suchte, so mußte es von Vorteil sein, wenn der Organismus sich allmählich zu einer uhrglasartigen Form (Fig. 89 D) mit nach unten gerichteter Konkavität einkrümmte. Jetzt vermochte er sich über auf

dem Boden liegende Nahrungskörper herabzusenken, sie einzufangen und in seiner Höhle festzuhalten. Eine stärkere Einkrümmung konnte dann zur typischen Gastraeaform (Fig. 89 E) führen, in deren Gastralhöhle die Nahrungskörper durch den Urmund eingeführt und worin sie weiter verarbeitet wurden." Gegen diese Hypothese wurde hauptsächlich geltend gemacht, daß sich bei den Tieren, in deren Entwickelung ein zweischichtiges, placulaähnliches Stadium vorkommt, dieses Stadium erst sekundär aus einem hohlkugelförmigen durch Abflachung herauszubilden pflegt.

Ungefähr gleich alt, wie HAECKELS Gastraeatheorie, ist RAY LANKESTERS Planulatheorie (1873, 1877). Auch diese hat viele Beachtung und manche Anhänger gefunden.

LANKESTER stellt sich den Ausgangspunkt der niedersten Metazoen als eine kuglige kompakte Kolonie von Protozoenzellen vor, deren freie äußere Oberfläche durch Aufnahme von Nahrungspartikelchen nach Amöbenart die tierische Ernährung vermittelte (Fig. 90). Diesem phylogenetischen

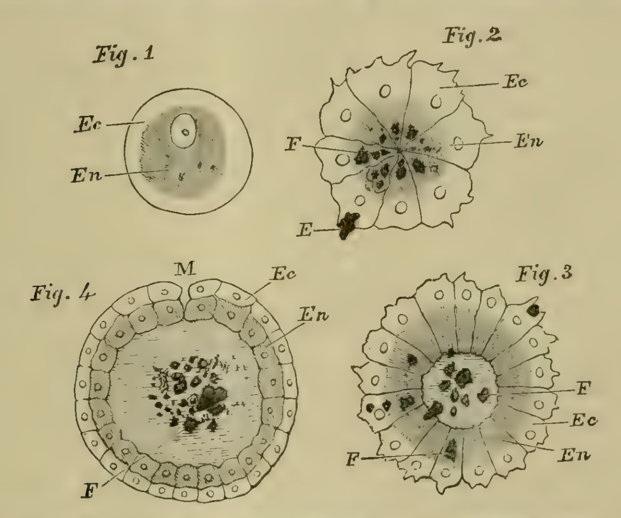


Fig. 90. Fig. 1—4. Vier Durchschnittsbilder zur Veranschaulichung der Bildung einer Gastrula durch Delamination. Nach LANKESTER aus BALFOUR. Fig. 1 Ei. Fig. 2 Ein Stadium in der Furchung. Fig. 3 Beginn der Delamination nach dem Auftreten einer zentralen Höhlung. In Fig. 1, 2 und 3 bedeutet *Ec* Ektoplasma, *En* Entoplasma. In Fig. 4 bedeutet *Ec* Ektoderm, *En* Entoderm.

Stadium soll in der Ontogenie die Morula oder der Maulbeerkeim[1]) entsprechen. Indem sich im Zentrum der Kolonie Flüssigkeit ansammelte, wurde die kompakte Kolonie zu einer Blase mit zentralem Hohlraum und aus einer einschichtigen Lage von Zellen gebildeter Wand. Ontogenetisches Stadium der Blastula mit Blastocöl. Sodann nahmen die inneren und äußeren Partien der Zellen eine verschiedene Struktur und verschiedene Eigenschaften an, wie das etwa bei der Bildung der Blastula von Geryonia (siehe den Abschnitt über Furchung und Gastrulation)

1) Die „Morula" entspricht einer jungen Blastula ohne zentralen Hohlraum (d. h. noch ohne Blastocöl).

der Fall ist. „Die Flüssigkeit im Hohlraum der Blastula war sehr wahrscheinlich besonderer Art und es mögen zugleich mit Absonderungsprodukten, die von den Zellen gebildet wurden, auch unverdaute Nahrungspartikelchen durch die Substanz der Zellen hindurch in das Blastocöl hineingelangt und hier aufgelöst worden sein, so daß das Blastocöl anfing, eine verdauende Funktion zu bekommen.“ Nun teilten sich die Zellen, wenn auch vielleicht nicht alle, je in eine äußere und eine innere Zelle. Durch diesen Vorgang, welcher der bei gewissen Metazoen vorkommenden ontogenetischen Entstehung der Gastrula aus der Blastula durch Delamination entsprechen soll, kam ein zweiblättriger Keim (Diblastula) (Fig. 90, *4*) zustande, der aber fortfuhr, sich in der bisherigen Weise, durch Aufnahme fester Nahrung von seiten der nackten äußeren oder Ektodermzellen zu ernähren. Die innere Zellschicht, das Entoderm, bildete nun eine besondere Wand um das zur Urdarmhöhle oder Archenteron gewordene Blastocöl. Nun ist nach Lankester weiter anzunehmen, daß in dem Maße als die Differenzierung der äußeren und inneren Zellschicht Fortschritte machte, sich die Aufnahme der Nahrung schließlich auf eine einzige Stelle der Oberfläche beschränkte und daß an dieser Stelle feste Nahrungspartikelchen durch das weiche Protoplasma in die Urdarmhöhle übertraten, um hier verdaut zu werden. Die Lokalisation der Nahrungsaufnahme auf eine solche Ingestionsstelle machte die allgemeine Körperoberfläche frei für die Entwickelung eines sich in den Dienst der Lokomotion stellenden Wimperkleides. Ein Durchbruch der Wandung des schlauchförmigen Körpers an jener Ingestionsstelle, die Herstellung eines offenen Weges in die bereits aktiv sezernierende und absorbierende Verdauungshöhle, führte zur Bildung der Mundöffnung.

Morphologisch läßt sich die Berechtigung einer solchen oder ähnlichen Hypothese nicht völlig in Abrede stellen, da tatsächlich bei gewissen Metazoen in der Ontogenie die Bildung einer zweiblättrigen geschlossenen Keimblase durch Delamination und das sekundäre Auftreten des Blastoporus vorkommt. Wenn es sich aber darum handelt, zwischen den verschiedenen Theorien zu entscheiden, so wird die Entscheidung wesentlich davon abhängen, ob es gelingen wird, die ontogenetischen Prozesse der Invagination und Delamination voneinander abzuleiten und den einen Prozeß gegenüber dem anderen als den ursprünglicheren nachzuweisen. Ein solcher Nachweis ist aber zurzeit noch nicht in ganz sicherer Weise erbracht worden, wenn auch vieles dafür spricht, daß die Invagination der ursprüngliche Bildungsmodus des zweiblättrigen Keimes ist.

Dagegen scheinen uns biologisch-physiologische Ueberlegungen stark zugunsten irgendeiner Form der Gastraeatheorie zu sprechen, die in einer unser Erklärungsbedürfnis vorläufig befriedigenden Weise die Bildung der Gastraea durch fortschreitende Arbeitsteilung innerhalb einer Protozoenkolonie erklärt, wobei ein jedes Stadium ungezwungen an das vorhergehende anknüpft und ihm gegenüber als eine nützliche Verbesserung erscheint.

Gesucht und erkünstelt erscheint uns in der Planulatheorie die Annahme der Bildung einer zentralen Verdauungshöhle, in welche die Nahrungspartikelchen durch die phagocytären Zellenleiber der Körperwand hindurch hineinwandern. Die Exkremente mußten also doch wieder durch die Körperwand hindurch nach außen zurückwandern. Auch die

System der Biologie in Forschung und Lehre. Eine historisch-kritische Studie. Von Dr. phil. S. Tschulok, Zürich. 1910. Preis: 9 Mark.

Inhaltsübersicht: I. **Die Entwicklung der Anschauungen über Aufgabe und System der Botanik und Zoologie, vom 16. Jahrhundert bis 1869.** 1. Die Botanik bis 1732. — 2. Die Botanik von 1732 bis 1813. — 3. Das System A. P. De Candolle (1813—1842). — 4. M. J. Schleiden. — 5. Die zoologischen Systeme bis 1866. — 6. E. Häckels System der Biologie (1866—69). — II. **Versuch eines neuen Systems der biologischen Wissenschaften.** 7. Verschiedene Arten die Biologie zu klassifizieren. — 8. Einteilung der Biologie nach der Forschungsmethode. — 9. Einteilung der Biologie in Biotaxie und Biophysik. — 10. Die sieben materiellen Gesichtspunkte der biologischen Forschung. — 11. Allgemeine und spezielle Botanik, resp. Zoologie. — 12. Zusammenfassung. Einwände. — 13. Kritik einiger Systeme der Biologie (aus der Zeit von 1853—1907). — III. **Die Auffassung vom System der Biologie in den modernen Lehrbüchern.** 14. Die modernen Lehrbücher der Botanik. — 15. Der Begriff der „Biologie im engeren Sinne". — 16. Einige zoologische Lehrbücher. — Anmerkungen und Zusätze.

Zeitschrift f. allgem. Physiologie. 1911, Bd. XI, Heft 4:

Unsere Erkenntnis der Welt kann nur fortschreiten, wenn die Schlußfolgerungen der Vernunft und die naturwissenschaftliche Erfahrung Hand in Hand gehen. Der Naturforscher braucht neben seinen Experimenten und Beobachtungen eine Philosophie, nicht jene, wie der Verf. sagt, für welche man sich an einer besonderen Fakultät immatrikulieren lassen muß, sondern jene Art der Philosophie, die jeder Naturforscher in der Brust tragen muß, um sich in jedem Falle klar die Frage vorlegen zu können. Wonach forsche ich? Was will ich an den Lebewesen wahrnehmen? Was will ich meinen Schülern von den Lebewesen mitteilen?

Der Verf. sucht diese allgemein gültige Erkenntnis für das System der Biologie zu verwerten. An einem Ausschnitte aus der Geschichte zeigt er, wie verschieden die Aufgabe und das System der Botanik und Zoologie in verschiedenen Zeiten aufgefaßt wurden, er berücksichtigt auch die Entwicklung der Lehrstühle für Botanik und Zoologie an den Universitäten und die Entwicklung der wichtigsten Lehr- und Handbücher.

Derjenige, welcher sich für die Genese der modernen Lehrbücher der Botanik, Zoologie und Biologie interessiert, wird mit Vergnügen den Ausführungen des Autors im dritten und letzten Abschnitte seines Buches folgen. Es ist außerordentlich wichtig, zu sehen, wie selbst die modernsten Lehrbücher von traditionellen Elementen durchsetzt sind, Elementen, welche früheren Phasen der Entwicklung entstammen.

In unserer Zeit, welche durch eine geistige Ueberproduktion und einen Niedergang allgemeiner Problemstellung charakterisiert ist, ist das vorliegende Buch freudig zu begrüßen. Seine Lektüre sei jedem Forscher warm empfohlen.

Fröhlich (Bonn).

Der Aufbau der Skeletteile in den freien Gliedmassen der Wirbeltiere. Untersuchungen an urodelen Amphibien. Von Dr. **H. von Eggeling**, a. o. Professor und Prosektor an der anatom. Anstalt der Universität Jena. Mit 4 lithographischen Tafeln, 147 Figuren im Texte. 1911. Preis: 16 Mark.

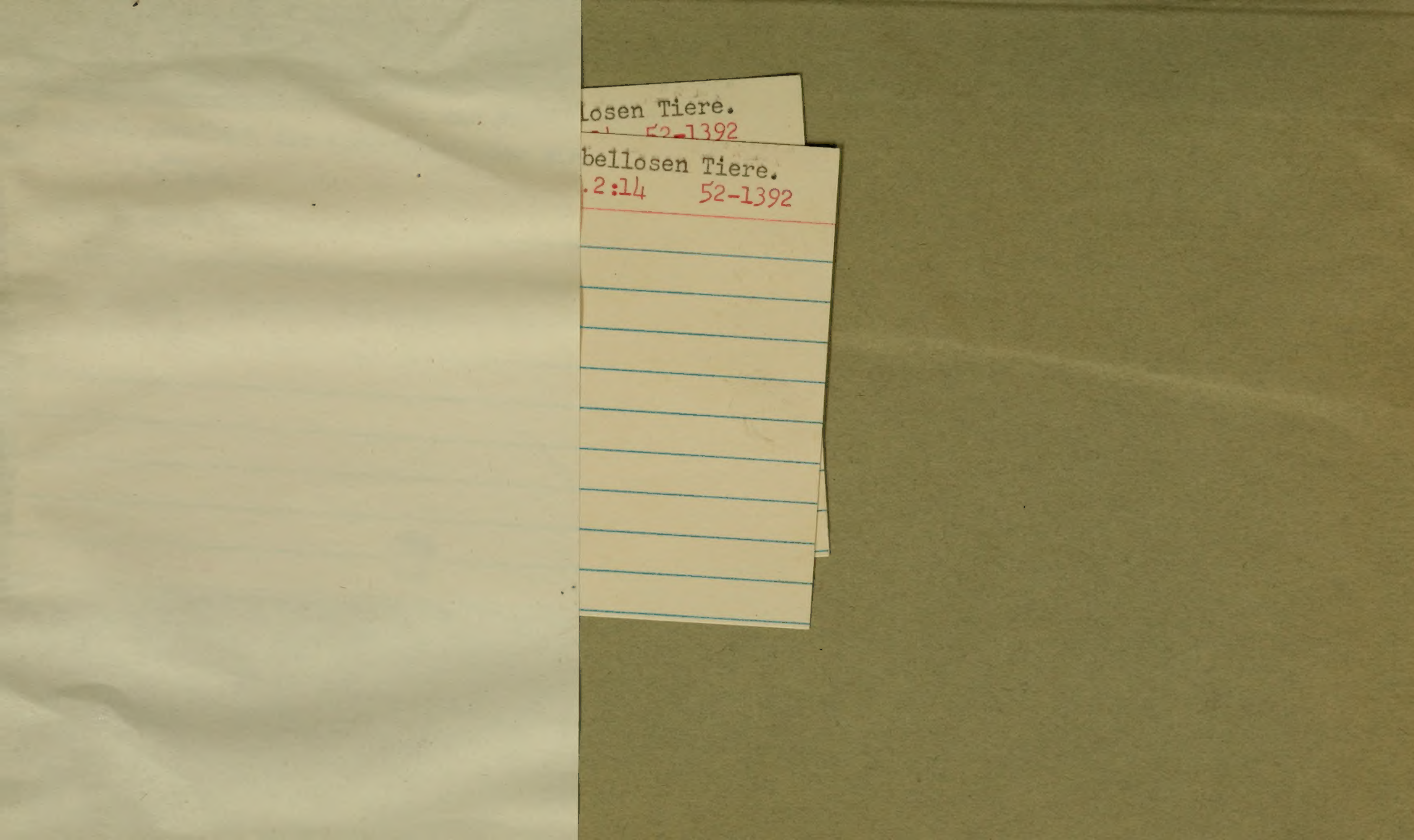
Die Kenntnis von einzelnen Punkten aus der allgemeinen Lehre vom Aufbau der knöchernen Skeletteile ist eine ungenügende und auch in der umfangreichen Literatur ist noch keine ausreichende Belehrung darüber zu finden. Dies veranlaßte die jetzt vorliegenden Untersuchungen, die bei den Urodelen begonnen wurden. Hier bereits ergaben sich so wichtige Aufklärungen bezüglich der aufgestellten Fragen, daß der Verfasser es als berechtigt ansehen durfte, die gewonnenen Ergebnisse in selbständiger Form vorzulegen. Von einer beabsichtigten Ausdehnung der Untersuchungen auch auf die einzelnen Gruppen der höheren Wirbeltiere sind noch mancherlei interessante Ergebnisse für diese Fragestellung zu erwarten. Zoologen und Anatomen werden deshalb mit besonderem Interesse diese Veröffentlichung aufnehmen.

Plasma und Zelle. Eine allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. Bearbeitet von Prof. Dr. **Martin Heidenhain** in Tübingen.

Erste Lieferung: **Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Zentren und die Granulalehre.** Mit 276 teilweise farbigen Abbildungen im Text. 1907. Preis: 20 Mark, geb. 21 Mark 50 Pf.

Zweite Lieferung: **Die kontraktile Substanz, die nervöse Substanz, die Fadengerüstlehre und ihre Objekte.** Mit 1 lithographischen Tafel und 395 teilweise farbigen Abbildungen im Text. 1911. Preis: 23 Mark, geb. 24 Mark 50 Pf.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena


losen Tiere.
52-1392
bellosen Tiere.
.2:14 52-1392


AMNH LIBRARY
100134762